SCHWENDENER-
HOLTERMANN

MECHANISCHE PROBLEME DER BOTANIK

Leipzig
Wilhelm Engelmann

UNIVERSITY
OF
TORONTO
LIBRARY

Digitized by the Internet Archive
in 2026 with funding from
University of Toronto

https://archive.org/details/vorlesungenberme00schw

S. Schwendener

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Meisenbach Riffarth & Co. Leipzig.

Botany

SCHWENDENERS VORLESUNGEN

ÜBER

MECHANISCHE PROBLEME DER BOTANIK

GEHALTEN

AN DER UNIVERSITÄT BERLIN

BEARBEITET UND HERAUSGEGEBEN

VON

DR. CARL HOLTERMANN

PROFESSOR IN BERLIN

MIT DEM

BILDNIS SCHWENDENERS UND 90 TEXTFIGUREN

117768
25/7/11

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1909

Alle Rechte, besonders das der Übersetzung, vorbehalten.

Druck der Kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.

Vorwort.

Die Bearbeitung und Herausgabe dieser Vorlesungen ist mir von Schwendener anvertraut worden, weil er leider durch seine zahlreichen Berufspflichten und wissenschaftlichen Aufgaben verhindert war, die Abfassung des Manuskriptes selbst zu übernehmen. Er hat jedoch meine Arbeit durchgelesen und mit Korrekturen versehen.

Das vorliegende Buch ist nicht etwa eine wörtliche Wiedergabe von Schwendeners Vorträgen, sondern nur ein Ausdruck für seine Auffassung der behandelten Probleme auf Grundlage seiner Vorlesungen, seiner Werke und seiner Mitteilungen an mich persönlich.

Auch diesmal muß ich meinem lieben Freunde Dr. Hermann Giering meinen herzlichsten Dank aussprechen für seine aufopfernde Hilfe sowohl bei der Durchsicht des Manuskriptes wie bei der Korrektur.

Berlin, Botanisches Institut der Königl. Universität,
im Herbst 1908.

Prof. Dr. Carl Holtermann.

Inhaltsübersicht.

Seite

Vorwort III

Das mechanische System 1

Allgemeines über die spezifisch-mechanischen Zellen 1

Einige Sätze aus der Festigkeitslehre 3

Anordnung der mechanischen Zellen in biegungsfesten Organen . . 13

Träger von gleichem Widerstande 17

Wanddicke des Systems 19

Zug- und Druckgurtungen in biegungsfesten Blattorganen 20

Eigenschaften der mechanischen Zellen 21

Lokalmechanische Belege 22

Konkurrenz zwischen mechanischen und assimilierenden Zellen . . 23

Diaphragmen 23

Zugfeste Organe 24

Schutz gegen radialen Druck 25

Interkalares Wachstum 26

Anmerkungen 26

Wichtigere Literatur 28

Theorie der Blattstellungen 29

Einleitung 29

Verschiebung kreisförmiger Organe 32

Verschiebung elliptischer Organe 39

Die Gestaltveränderungen der Organe im Verlauf ihrer Entwickelung 40

Kleinerwerden der Organe 43

Wechsel zwischen Spiral- und Quirlstellungen 46

Anlegung neuer Organe im Anschluß an vorhandene 48

Blattbildung und Scheitelzelle 50

Sprungweise Größenabnahme der Organe 51

Verzweigung des Stammes 51

Dichotomie 51

Axillare Verzweigungen 52

Adventivverzweigungen 54

Anmerkungen 55

Wichtigere Literatur 61

Das Saftsteigen 63

Art der Bewegung 63

Kapillarität und Imbibitionsvermögen 63

Osmotische Kräfte 66

Seite
Abnahme der Lufttension von unten nach oben 67
Godlewskis Theorie 67
Inhalt der Gefäße und Tracheiden des Holzkörpers 68
Verhalten der Jaminschen Kette 69
Das Wassernetz im Tracheidensystem des Holzkörpers 76
Untersuchungen über die Mitwirkung lebender Zellen 78
Anmerkung 80
Wichtigere Literatur 81
Die Spaltöffnungen 83
Eigentümlichkeiten im Bau der Spaltöffnungen 83
Experimentelle Prüfung 85
Zweckmäßigkeit der Einrichtungen 88
Spaltöffnungen der Cyperaceen und Gramineen 89
Einsenkung der Spaltöffnungen 91
Anmerkungen 93
Wichtigere Literatur 94
Das Winden der Pflanzen 95
Historisches 95
Die Greifbewegung 97
Die antidrome Torsion 100
Die homodrome Torsion 101
Kritische Bemerkungen 101
Wichtigere Literatur 102
Die Rindenspannung 103
Jahrringbildung und Rindendruck 103
Messung der Rindenspannung 103
Wichtigere Literatur 107
Ablenkung der Markstrahlen bei exzentrischem Wachstum 107
Markstrahlen bei normalem Wachstum 107
Markstrahlen als orthogonale Trajektorien bei exzentrischem Wachstum 109
Ablenkung der Markstrahlen durch die Rindenspannung 110
Steigerung der Ablenkung bei Verwundungen und Verwachsungen . 111
Wichtigere Literatur 112
Die pflanzlichen Flugapparate 113
Schwerkraft und Luftwiderstand 114
Größe der äußeren Kräfte 115
Leistungsfähigkeit der Flugorgane 116
Der Ahorntypus 116
Wichtigere Literatur 120
Variationsbewegungen 121
Verhalten der Gelenkpolster nach neueren Autoren 121
Turgoränderungen in der oberen und unteren Polsterhälfte nach eigenen Versuchen 124
Ursachen der Hebungen und Senkungen 125
Wichtigere Literatur 127
Hygroskopische Krümmungen und Torsionen 128
Hygroskopische Krümmungen 128
Torsionen 131
Wichtigere Literatur 134

Die Vorlesungen über „Mechanische Probleme der Botanik“, die ich regelmäßig im Sommersemester zu halten pflege, sind als Spezialkolleg aufzufassen, das nicht für Anfänger bestimmt ist. Sie setzen eine gewisse Bekanntschaft mit botanischen Dingen und ebenso mit den Grundbegriffen der Physik und der elementaren Mathematik voraus. Um indes nicht zu hohe Anforderungen zu stellen, verzichte ich im allgemeinen auf die Anwendung der Differential- und Integralrechnung, obschon diese für die genaue Bestimmung einzelner Zahlenwerte durch keinerlei Annäherungsverfahren zu ersetzen ist.

Meine Anforderungen in mathematisch-physikalischer Richtung bleiben hiernach innerhalb der Grenzen, welche im Lehrplan unserer Mittelschulen vorgezeichnet sind.

Die ganze Reihe der Vorlesungen besteht aus ausgewählten Kapiteln, die unter sich keinen inneren Zusammenhang haben, die sich aber doch alle auf Fragen beziehen, die einer mechanischen Behandlung fähig sind.

Aus dieser Reihe wähle ich für die nähere Betrachtung als erstes Kapitel

Das mechanische System.

Allgemeines über die spezifisch-mechanischen Zellen.

Die verschiedenen Zellgewebe, die wir unter dem Begriff „mechanisches System“ zusammenfassen, bilden das Skelett der Pflanzen und spielen dieselbe Rolle, wie die Knochen bei den Wirbeltieren und das Chitin bei den Insekten. Das mechanische System setzt mithin ein eigentümliches Material voraus. Die Zellformen, die hier in Betracht kommen, sind vor allem der Bast

und die bastähnlichen Elemente des Holzes (Libriform); in zweiter Reihe ist aber auch das Kollenchym ein Skelettgewebe.

Unsere erste Aufgabe ist nun, die Widerstandsfähigkeit dieser Zellen zu untersuchen, um daraus später die Bedeutung des Materials für die verschiedenen mechanischen Konstruktionen beurteilen zu können. Ich möchte jedoch schon vorweg bemerken, daß der typische Bast und die Libriformzellen die größte Widerstandsfähigkeit aufweisen, während das Kollenchym weniger resistent ist und überhaupt den letzten Platz in der mechanischen Stufenfolge einnimmt.

Bei diesen Untersuchungen, die ich schon in den siebziger Jahren ausführte, verfuhr ich nach einer sehr einfachen Methode. In einem gewöhnlichen Schraubstock befestigte ich das eine Ende eines Riemens von Bast oder bastreichen Blatt- und Stengelteilen, der in der Regel eine Länge von 30—40 cm und eine Breite von 2—5 mm hatte; an das andere Ende wurden Gewichte gehängt. Mittelst eines zweckentsprechend angebrachten Lineals konnte ich zuvor die ursprüngliche Länge ablesen und nachher feststellen, welche Verlängerung eingetreten war. Nach Entfernung der Gewichte wurde wieder eine Messung vorgenommen, um eine bleibende Verlängerung oder aber die vollkommene Elastizität des Riemens zu konstatieren. In der Regel berechnete ich die Querschnittsfläche des untersuchten Objekts durch Aufnahme eines Schnittes mit der Camera lucida. Mestomstränge wurden hierbei nicht mit in Rechnung gebracht; auch die übrigen Gewebe, wie z. B. das Parenchym, blieben unbeachtet, da sie in der Regel keinen nennenswerten Widerstand leisten.

Soweit ich selbst oder später einige meiner Schüler eine Reihe von Beobachtungen über die Tragfähigkeit pro qmm Querschnittsfläche angestellt haben, variiert sie gewöhnlich zwischen 10—20 Kilo, steigt aber auch bisweilen auf 25.

Ich gebe hier einige spezielle Daten wieder.

Name der Pflanze	Verlängerung auf 1000	Tragvermögen pro qmm
Phormium tenax . . .	13	20 Kilo
Fritillaria imperialis . .	12	— „
Lilium auratum	7,6	19 „
Papyrus antiquorum . .	15,2	20 „
Secale cereale	4,4	15—20 „

Zur Vergleichung mögen noch einige auf Metalle bezügliche Angaben folgen[1]), die sich ebenfalls nur auf Spannungen beziehen, welche die Elastizitätsgrenze nicht überschreiten.

Name	Verlängerung auf 1000	Tragvermögen pro qmm
Schmiedeeisen	0,67	13,13 Kilo
Deutscher Stahl	1,20	24,6 „
Kupferdraht	1,00	12,1 „
Messingdraht	1,35	13,3 „

Hieraus geht also hervor, daß der Bast in bezug auf das Tragvermögen bei der Elastizitätsgrenze nicht nur dem Schmiedeeisen, sondern mitunter sogar den besten Qualitäten Stahl zur Seite gestellt werden kann. Es besteht jedoch der Unterschied, daß, sowie die Elastizitätsgrenze auch nur um ein ganz Geringes überschritten wird, der Bast sofort zerreißt, während z. B. Eisendrähte nur eine dauernde Verlängerung erfahren und erst bei einer weit höheren Belastung zerrissen werden. Bei Schmiedeeisen in Stäben z. B. sind 40 Kilo pro qmm erforderlich, um die Kohäsion der Eisenteile zu überwinden.

Die absolute Festigkeit des Kollenchyms steht der des echten Bastes nur wenig nach. Hierüber hat Ambronn im hiesigen Botanischen Institut verschiedene Versuche angestellt, die ich unter „Eigenschaften der mechanischen Zellen“ näher besprechen werde.

Übrigens bemerke ich, daß die für Bast und Kollenchym mitgeteilten Beobachtungen sich nur auf Stereomstränge beziehen, die direkt der lebenden Pflanze entnommen waren. Das Austrocknen hat immer Einfluß auf die Kohäsion. Es würde aber zu weit führen, näher darauf einzugehen. Sowohl von mir als auch später von Weinzierl ist konstatiert, daß die absolute Festigkeit des Bastes mit dem abnehmenden Wassergehalt zu-, die Dehnbarkeit aber abnimmt.

Einige Sätze aus der Festigkeitslehre.

Bevor wir die Anordnung der Skelettgewebe bei den verschiedenen Pflanzen näher betrachten, wird es nötig sein, zuerst einige Punkte der Festigkeitslehre zu berühren.

Denken wir uns einen viereckigen Balken, der an dem einen Ende befestigt ist, im übrigen aber frei liegt. Wenn wir nun das freie Ende belasten, tritt natürlich eine Biegung des Balkens

[1]) Nach Weisbachs „Ingenieur- und Maschinenmechanik“. 5. Aufl.

ein. Es ist dann ohne weiteres ersichtlich, daß zwei Grenzlamellen des Balkens, nämlich die obere, auf der Zugseite befindliche, und die gegenüberliegende der unteren Seite, den größten Widerstand zu leisten haben, und zwar ist die Belastung bestrebt, die obere Seite zu verlängern und die untere zu verkürzen, während im Zentrum des Balkens, in der sogenannten neutralen Schicht, keinerlei Spannung stattfindet. Denn von der verlängerten wie von der verkürzten Seite nimmt die Spannung nach innen zu ab und wird in der neutralen Schicht gleich Null.

Wollten wir nun einen Balken aus einerlei Material, doch so daß möglichst wenig davon verbraucht wird, konstruieren, um eine bestimmte Tragfähigkeit herzustellen, so wäre es angemessen, die Hauptmasse des Materials nach den Orten der größten Spannung zu verlegen, d. h. in diesem Fall an die obere und die untere Grenzfläche. Zur Ausfüllung des Zwischenraums zwischen diesen beiden Grenzflächen könnte ein Maschensystem, Fach- oder Gitterwerk verwandt werden, da dieses weit weniger in Anspruch genommen wird.

Fig. 1.

Sollten uns bei der Konstruktion zwei verschiedene Arten von Material zur Verfügung stehen, wie z. B. Holz und Eisen, so würde es sehr zweckmäßig sein, das festeste und beste für die Grenzflächen zu wählen, während das weniger gute besser als Verbindungsmittel Verwendung fände.

Bei solchen Konstruktionen pflegt man den gezogenen Teil als Zuggurtung, den gedrückten als Druckgurtung und das Verbindungsmaterial als Füllung zu bezeichnen. Die Querschnittsform eines solchen Trägers wird im allgemeinen ein doppeltes T (⊤) darstellen, und man spricht daher von einem T-träger, bei dem die beiden Querstriche die Gurtungen bezeichnen, während die Verbindungslinie die Füllung andeutet.

Ich will nun zur näheren Begründung dessen übergehen, was ich oben über die Elastizitätsverhältnisse und die Verlegung des Materials nach den Orten der größten Spannung angegeben habe. Denken wir uns zunächst eine Metallstange, auf die nur durch Zugkraft gewirkt wird, l = Länge der Stange, λ = die durch den Zug bewirkte Verlängerung; dann ist die spezifische Ausdehnung $\sigma = \frac{\lambda}{l}$. (Fig. 1.)

Um das Verhältnis zwischen der spezifischen Ausdehnung und der wirkenden Kraft zu veranschaulichen, können wir dasselbe auch graphisch darstellen, indem wir die Belastungen auf der Abszissen-

achse und die entsprechenden Verlängerungen als Ordinaten auftragen. Sei also AB (Fig. 2) die gegebene Belastung P, BD die zugehörige Verlängerung λ/l, und der Winkel, den die Linie AD mit AB bildet, $= \alpha$, dann ergibt sich die trigonometrische Beziehung

$$BD : AB = \operatorname{tang} \alpha : 1,$$

oder

$$\lambda/l : P = \operatorname{tang} \alpha : 1;$$

folglich

$$P \operatorname{tang} \alpha = \frac{\lambda}{l}$$

und

$$\operatorname{tang} \alpha = \frac{\lambda}{Pl}.$$

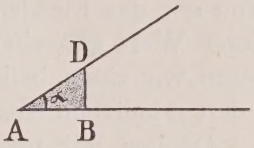


Fig. 2.

Demnach

$$\frac{1}{\operatorname{tang} \alpha} = \frac{Pl}{\lambda} = \frac{\text{Belastung} \times \text{Länge}}{\text{Verlängerung}}.$$

Diese Größe ist es, die man Elastizitätsmodul genannt hat, und die in der Folge mit E bezeichnet werden soll.

Setzt man in obiger Gleichung $l = 1$ und $\lambda = 1$, so wird

$$\frac{1}{\operatorname{tang} \alpha} = P.$$

In diesem Falle ist E die Kraft, die einer Stange von der Länge 1 und vom Querschnitt 1 eine Verlängerung auf das Doppelte

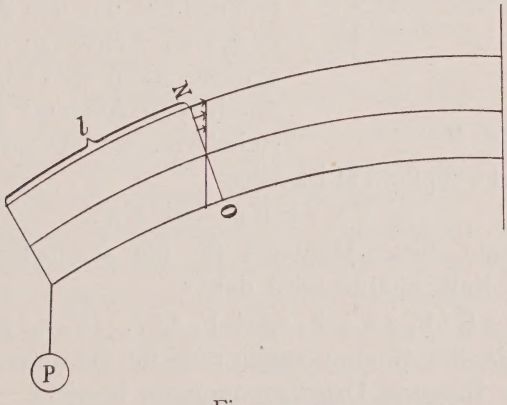


Fig. 3.

erteilen würde, insofern dies ohne Überschreitung der Elastizitätsgrenze möglich wäre.

Die wesentlichsten Elastizitätserscheinungen, die für uns in Betracht kommen, sind die Biegungselastizität und die Biegungsfestigkeit.

Bei der Biegung eines viereckigen Balkens (Fig. 3) treten Spannungen auf; diese sind am größten in den äußersten Fasern des Balkens; auf der einen Seite der neutralen Faser sind es, wie

schon früher gesagt, Zug- und auf der anderen Druckspannungen. Um sie zu berechnen, setzen wir die Ausdehnung einer Faser des Querschnittes NO in dem Abstande 1 von der neutralen Faser $= \sigma$, dann ist die Ausdehnung in dem Abstande z von der neutralen Faser $= \sigma z$. Die Spannungskraft S der Faser ist folglich, wenn wir das Elastizitätsmodul E mit in Betracht ziehen $= \sigma z E$. Dieser Wert gilt aber nur für die Einheit der Querschnittsfläche. Setzen wir einen beliebigen Querschnitt F voraus, so tritt auch F in den erhaltenen Ausdruck ein, und die Spannkraft wird $= \sigma z E F$.

Denken wir uns jetzt die ganze obere Hälfte des Balkens parallel zur Grenzfläche in zahlreiche Lamellen zerlegt, deren Abstände von der neutralen Faserschicht mit $z_1 z_2 z_3 \ldots . z_n$ und deren Querschnittsflächen mit $F_1 F_2 F_3 \ldots F_n$ bezeichnet werden sollen, dann erhalten wir als Summe der Spannkräfte, welche in der oberen Balkenhälfte wirksam sind, den Wert

$$\sigma E \{ F_1 z_1 + F_2 z_2 + F_3 z_3 \ldots . F_n z_n \}$$

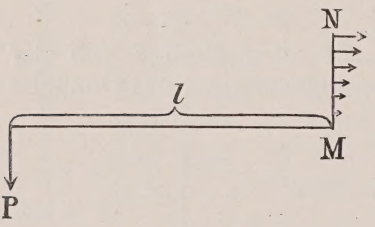


Fig. 4.

Diese Spannkräfte wirken (Fig. 4) in der Querschnittsscheibe N M, die wir betrachten, in der Richtung der horizontalen Pfeile; sie suchen den Querschnitt um den Punkt M in der neutralen Achse zu drehen. Jede einzelne Kraft wirkt hierbei an dem durch den Abstand z bezeichneten Hebelarm. Ihr statisches Moment in bezug auf den Drehpunkt M ist daher

$$= z \times \sigma E F z = \sigma E F z^2.$$

Die Summe dieser Momente für die sämtlichen Spannkräfte in der oberen Balkenhälfte wird daher

$$\sigma E \{ F_1 z_1^2 + F_2 z_2^2 + F_3 z_3^2 \ldots . F_n z_n^2 \}$$

Genau dieselbe Summe erhält man für die untere Balkenhälfte, in welcher die Biegung Druckspannungen bewirkt.

Mit diesen Kraftsummen steht nun die biegende Kraft P am vorderen Ende des Balkens, deren statisches Moment in bezug auf den Drehpunkt M durch P, multipliziert mit der Länge des zugehörigen Hebelarms l, ausgedrückt wird, im Gleichgewicht. Es ergibt sich hieraus die Gleichung

$$P l = 2 \sigma E \{ F_1 z_1^2 + F_2 z_2^2 + F_3 z_3^2 \ldots . F_n z_n^2 \}$$

In dieser Gleichung besteht der Ausdruck rechts vom Gleichheitszeichen aus 2 Teilen von ungleicher Bedeutung. Der Koeffizient σE bezieht sich auf die Elastizitätsverhältnisse des Materials,

der in Parenthesen stehende Teil dagegen auf die Abstände z der Lamellen von der neutralen Achse und auf ihre Querschnittsgröße F. Dieser letztere Teil wird als Maß des Biegungsmomentes bezeichnet und durch W ausgedrückt, während der ganze Ausdruck das Biegungsmoment selbst darstellt.

Es ist somit

$$F_1 z_1^2 + F_2 z_2^2 + F_3 z_3^2 - \ldots . F_n z_n^2 = W_1$$

für die eine Balkenhälfte, und

$$2 \{ F_1 z_1^2 + F_2 z_2^2 + F_3 z_3^2 \ldots . F_n z_n^2 \} = W$$

für den ganzen Balken.

Unsere Gleichung nimmt also jetzt die folgende einfachere Form an: $Pl = 2 \sigma E W$

d. h. in Worten: das Kraftmoment der Belastung ist gleich dem Biegungsmoment des ganzen Balkens, also auch gleich der Summe der Biegungsmomente der einzelnen Lamellen.

Da nun im Biegungsmoment der Lamellen der Abstand z in der zweiten Potenz figuriert, so ist schon hieraus ersichtlich, daß dasselbe Material bei doppeltem Abstand von der Neutralen einen viermal so großen, bei dreifachem Abstand einen neunmal so großen Widerstand zu leisten vermag als beim Abstand 1. Es wird aber trotzdem nicht überflüssig sein, diese Bedeutung des Abstandes z durch einige Zahlenbeispiele näher zu erläutern.

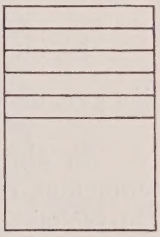


Fig. 5.

Beispiele. Zunächst soll das Maß des Biegungsmomentes eines im Querschnitt rechteckigen Balkens (Fig. 5), dessen Breite = 20 mm und dessen Höhe = 30 mm beträgt, zahlenmäßig bestimmt werden. Zu diesem Behufe zerlegen wir den Balken parallel zur oberen und unteren Grenzfläche in 10 Lamellen, von denen 5 auf die Zugseite und 5 auf die Druckseite kommen. Jede einzelne Lamelle ist alsdann 20 mm breit und 3 mm hoch; ihr Querschnitt hat folglich einen Flächeninhalt von $20 \times 3 = 60$ qmm.

z wird nach dem Abstand des geometrischen Mittelpunktes einer jeden Lamelle von der Neutralen bestimmt.

Zunächst berechnen wir das W für die eine Hälfte des Balkens

$$W = F (z_1^2 + z_2^2 + z_3^2 + z_4^2 + z_5^2) =$$
$$= 60 \{ (\tfrac{3}{2})^2 + (\tfrac{9}{2})^2 + (\tfrac{15}{2})^2 + (\tfrac{21}{2})^2 + (\tfrac{27}{2})^2 \} =$$
$$= \tfrac{60}{4} \{ 9 + 81 + 225 + 441 + 729 \} =$$
$$= \tfrac{60}{4} . 1485 = 15 . 1485.$$

Das Maß des Biegungsmomentes für den ganzen Balken beträgt folglich das Doppelte, also =

$$30 . 1485 = \mathbf{44550.}$$

Für diejenigen meiner Zuhörer, welche mit den Elementen der Differential- und Integralrechnung vertraut sind, mag hier noch eine genauere Bestimmung der Größe W für den Balken mit rechteckigem Querschnitt vorgeführt werden. Wir zerlegen jetzt den Balken statt in 10 in unendlich viele Lamellen von der Dicke dz (Differential von z) und der konstanten Breite b. Dann ist der Flächeninhalt F einer solchen Lamelle $= b\,dz$ und das Maß ihres Biegungsmomentes $= b\,dz\,z^2$. Geben wir jetzt den z sukzessive alle Werte von 0 (in der neutralen Linie) bis zur oberen Grenzfläche des Balkens und bestimmen die Summe aller auf diese Weise erhaltenen Größen, so ergibt die Integration für die obere Balkenhälfte

$$\int b\,dz\,z^2 = b\int z^2\,dz = {}^1/_3\,b\,z^3$$

und für den ganzen Balken $W = \frac{2}{3}\,b\,z^3$.

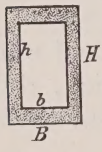


Fig. 6.

Führen wir jetzt die Höhe h des Balkens (von der unteren bis zur oberen Grenzfläche) in die Formel ein, so ist der Maximalwert von $z = \frac{1}{2}\,h$, folglich $z^3 = \frac{h}{8}$ und

$$W = \frac{2}{3 \times 8}\,b\,h^3 = \frac{b\,h^3}{12}.$$

Ist nun, wie oben angenommen, $b = 20$ und $h = 30$, so wird das genaue Maß des Biegungsmomentes $W = \left(\frac{20 \times 27000}{12}\right) = 45000$.

In ähnlicher Weise berechnet man das Maß des Biegungsmomentes eines rechteckigen hohlen Balkens; nur wird der innere Querschnitt vom Ganzen abgezogen. In der beigefügten Figur 6 ist das W des ganzen Querschnitts $= \frac{B\,H^3}{12}$ und das W des Hohlraums $= \frac{b\,h^3}{12}$.

Das Maß des Biegungsmoments eines Hohlbalkens ist also $= \frac{B\,H^3 - b\,h^3}{12}$.

Bei quadratischem Balken ist zu berücksichtigen, daß $b = h$.

Die I-Träger werden nach demselben Prinzip berechnet, indem der herausgenommene Teil des Querschnittes vom Ganzen abgezogen wird.

Ich werde nun durch einige Beispiele zeigen, daß man mit demselben Materialaufwand je nach der Querschnittsform des Balkens ganz verschiedene Widerstandsmomente erzielen kann.

Beispiel I.

Nehmen wir z. B. einen massiven Balken, der 5 cm hoch und 2 cm breit ist (Fig. 7), dann beträgt der Flächeninhalt des Querschnitts $= 10$ und $W = \frac{2 \cdot 5^3}{12} = 20\,5/6$.

Beispiel II.

Stellen wir uns dagegen einen hohlen Balken von 8 cm Höhe und $2\,1/2$ cm Breite vor, bei welchem der innen abzuziehende Teil

Fig. 7.

Fig. 8.

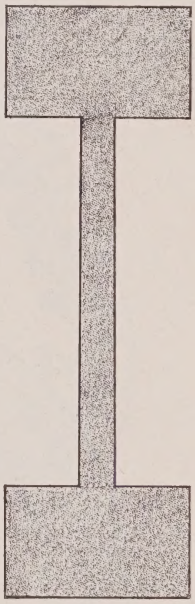


Fig. 9.

5 cm Höhe und 2 cm Breite hat (Fig. 8), so daß der wirksame Querschnitt wieder $= 10$ ist, dann haben wir $W = \frac{2\,1/2 \cdot 8^3 - 2 \cdot 5^3}{12} =$

$= 107 - 21 = 86.$

Beispiel III.

In einem T-Träger (siehe Fig. 9) von der Höhe 8 cm haben die Gurtungen eine Breite von $2\,1/2$ cm; die rechts und links abzuziehenden Teile haben jeder eine Breite von 1 cm und eine Höhe von 5 cm.

Also $W = \frac{2\,1/2 \cdot 8^3 - 2 \cdot 5^3}{12} = 86.$

Aus den erwähnten 3 Beispielen ersehen wir, daß, obgleich der massive Balken, der hohle Balken und der I-Träger für den

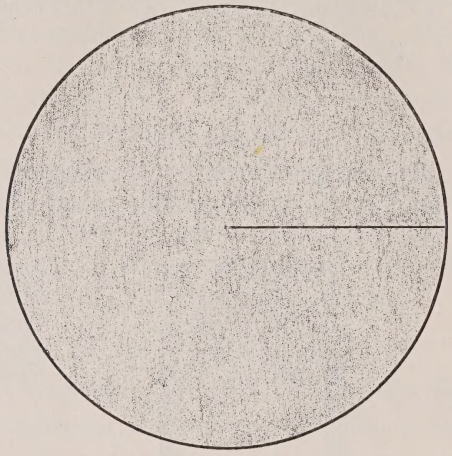


Fig. 10.

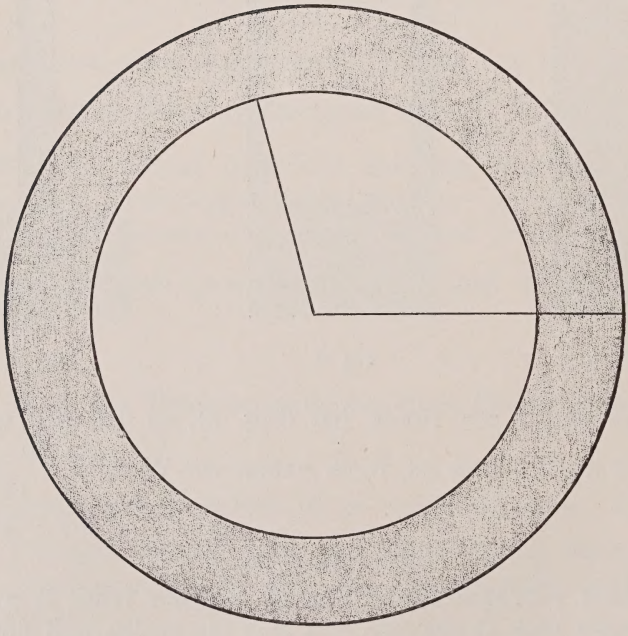


Fig. 11.

Querschnitt den gleichen Flächeninhalt von 10 qcm ergeben, doch das W in den beiden letzten Fällen mehr als viermal größer ausfällt als im ersten.

Für den Zylinder mit kreisförmigem Querschnitt kann ich die Formel für das Maß des Biegungsmomentes hier nicht ableiten, weil dies die Kenntnis verschiedener Hilfssätze voraussetzen würde, die natürlich erst bewiesen werden müßten. Das würde uns zu weit von dem eigentlichen Thema ablenken. Ich entnehme deshalb die fragliche Formel den Lehrbüchern. Man berechnet für den vollen Zylinder mit dem Radius R

$$W = \frac{R^4 \pi}{4},$$

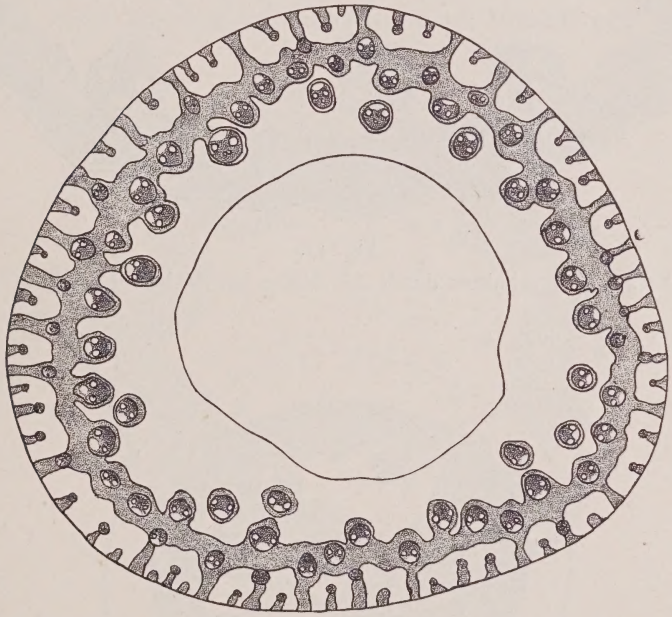


Fig. 12.
Querschnitt durch den Halm von Cladium Mariscus ($^{27}/_{1}$).

folglich für den Hohlzylinder, wenn der Radius des Hohlraums mit r bezeichnet wird,

$$W = \frac{(R^4 - r^4)\,\pi}{4}.$$

Daß der Hohlzylinder im Vergleich mit dem Vollzylinder bei gleichem Materialaufwand einen größeren Wert für W ergibt, mag auch hier an einem Beispiel gezeigt werden.

Beispiel IV.

Bei einem Hohlzylinder sei der große Radius = 4,2 cm und der kleine = 3 cm (Fig. 11).

Für den Vollzylinder mit dem Radius $r = 3$ cm (Fig. 10) erhält man als Querschnittsfläche $r^2 \pi = 9 . 3{,}14 = 28{,}6$ cm² und als Maß des Biegungsmoments

$$W = \frac{r^4 \pi}{4} = \frac{81 . 3{,}14}{4} = 67{,}6.$$

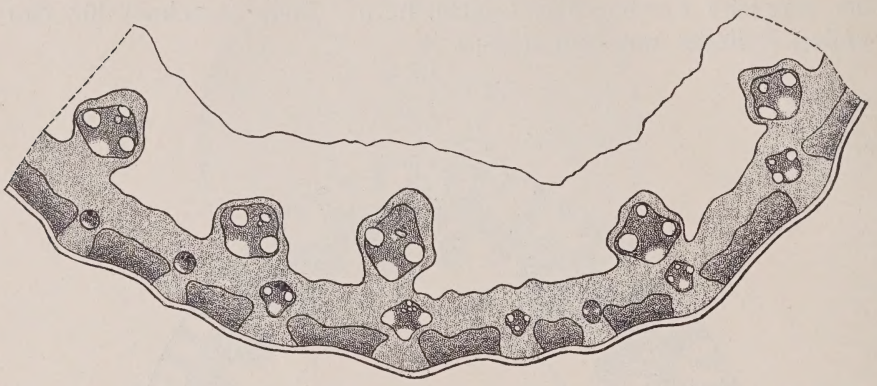


Fig. 13.
Teil eines Querschnittes durch den Halm von Molinia coerulea ($^{70}/_{1}$).

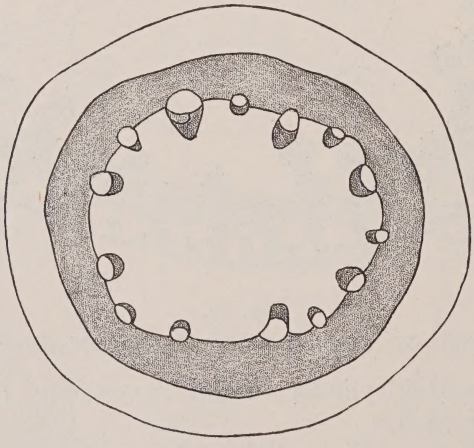


Fig. 14.
Querschnitt durch den Stengel von Armeria elongata ($^{45}/_{1}$).

Für den Hohlzylinder dagegen ergibt sich, wenn der größere Radius $R = 4{,}2$ cm, der kleinere $r = 3$ cm beträgt, als nahezu gleiche Querschnittsfläche $= (R^2 - r^2) \pi = 27{,}13$ cm² und als

$$W = \frac{(R^4 - r^4) \pi}{4} = \frac{977{,}07 - 67{,}6}{4} = 244{,}24.$$

Obgleich also die Grundfläche des herausgenommenen Teils sogar etwas größer ist als der übriggebliebene Ring, ist doch das W in beiden Fällen ganz verschieden, nämlich 67,6 resp. 244,24.

Anordnung der mechanischen Zellen in biegungsfesten Organen.

Nach Erläuterung dieser wenigen Sätze aus der Festigkeitslehre gehe ich zu einigen Beispielen aus unserer heimischen Flora über, die zeigen werden, daß die mechanisch wirksamen Elemente nach dem oben angegebenen mechanischen Prinzip geordnet sind.

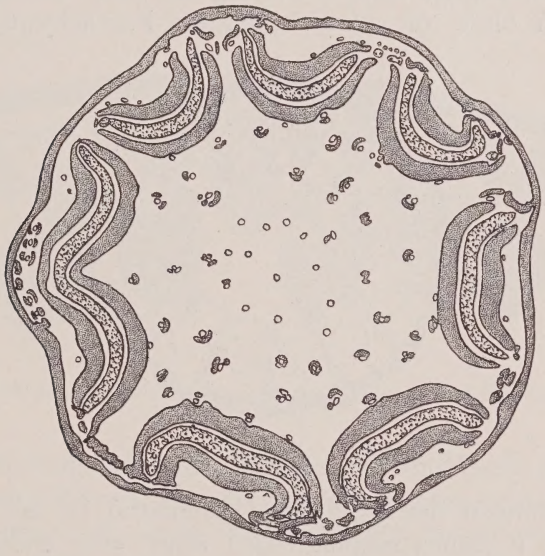


Fig. 15.

Betrachten wir die Formen der verschiedenen oberirdischen Pflanzenorgane, so wird es uns völlig klar, daß sie biegungsfest sein müssen. Bei einer Palme z. B. kommt es nicht nur auf die Tragfähigkeit des Stammes für die gewaltige Blätterkrone an; sie muß auch so gebaut sein, daß sie der Biegung nach den verschiedenen Seiten, je nach der Windrichtung, den erforderlichen Widerstand zu leisten vermag. Die verschiedenen mechanischen Systeme, die hier zur Anwendung kommen können, werden daher alle darin übereinstimmen, daß die festen Teile so weit wie möglich von der neutralen Schicht abstehen. Die Anordnung der widerstandsfähigen Elemente, im Querschnitt betrachtet, wird also in zylindrischen

Organen im allgemeinen eine peripherisch-kreisförmige sein (vergl. Fig. 12—14). Aber innerhalb der Grenzen dieser gemeinsamen Merkmale ist eine große Mannigfaltigkeit der verschiedensten Gruppierungen möglich. Ich kann deshalb nur die wesentlichsten und allergewöhnlichsten Typen und Kombinationen anführen.

Ich beginne mit den Fällen, wo die Leitbündel und die mechanischen Zellen vollständig voneinander getrennt liegen. In dem Moosstengel wird die Peripherie von einem mechanischen Ring eingenommen, während das Leitbündel die Mitte bildet. Unsere einheimischen Farnkräuter besitzen durchgehends im Blattstiel eine subepidermale oder doch streng peripherische Zone mechanischer Zellen, die in keinem Zusammenhang mit den Gefäßbündeln steht; dafür haben diese oft eine besondere Parenchymscheide. Nur

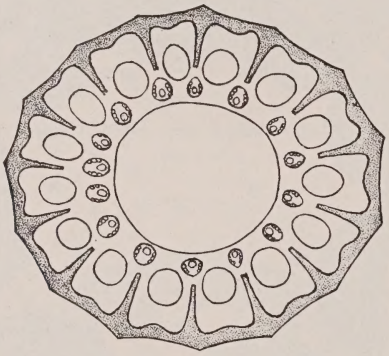


Fig. 16.

bei den Stämmen der tropischen Baumfarne ist die Anordnung, wie Fig. 15 (Cyathea usambarensis) zeigt, eine andere; ein peripherischer Bastring ist allerdings auch hier vorhanden, aber zugleich sind die Hauptbündel von kräftigen, mondsichelförmigen Stereomscheiden umgeben.

Schließlich sind noch die Equiseten zu erwähnen, deren Stengel in der Regel isoliert liegende Bastrippen aufweisen; eine Ausnahme bildet Equisetum Telmateja, welches einen zusammenhängenden peripherischen Ring mechanischer Zellen zeigt (siehe Fig. 16).

Wenn wir nun zu den höheren Pflanzen übergehen, so erinnere ich zuerst an die großen Bambusarten der Tropen, die oft eine Höhe von 100 Fuß und mehr erreichen; trotzdem hat der Stamm der bekannten Riesenexemplare in den botanischen Gärten

auf Ceylon (Peradeniya) nur eine Dicke von etwa 20 cm, die innere Höhlung einen Durchmesser von ungefähr 16 cm. Zunächst steigen die Rohre pfeilgerade empor, verjüngen sich dann allmählich bis zur größten Feinheit und biegen sich endlich in gewaltigem Bogen unter der Wucht der Zweige und der enormen Blattmassen über. Bei diesen Bambusarten finden sich zahlreiche peripherische Gefäßbündel mit außerordentlich starker Bastbekleidung. Wie schon aus der Zeichnung hervorgeht (Fig. 17), folgen auf eine dünne Rindenschicht zuerst kleine, dann etwas größere Gefäßbündel mit starken Bastbekleidungen, die zuweilen in tangentialer Richtung zu einem unvollständigen, hier und dort unterbrochenen Ring verschmelzen, häufiger jedoch durch Parenchymstrahlen voneinander getrennt sind.

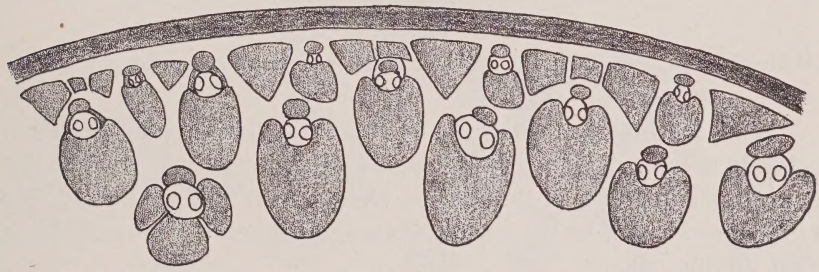


Fig. 17.
Querschnitt durch den peripherischen Teil des Stengels von Bambusa sp. (100/1).

Wenn die Stämme der Monokotylen nicht hohl sind, so erscheinen doch die inneren Partien, die weit weniger mechanischer Inanspruchnahme ausgesetzt sind als die äußeren Teile, immer weicher als die letzteren. Die Palmen z. B. haben zahlreiche subkortikale Gefäßbündel mit starker Bastbekleidung, die auf den Teil der Bündel, der nach der Rinde zu liegt, beschränkt ist. Die markständigen Bündel sind im Gewebe zerstreut und mit sehr schwachen Bastbelegen versehen. Das mechanische System des Palmenstammes ist also nur in dem außerordentlich festen peripherischen Teil des Holzkörpers zu suchen, während die tieferliegenden Fibrovasalstränge des Markes in Hinsicht auf die Biegungsfestigkeit des Stammes gar nicht in Betracht kommen. Im Grunde finden wir die mechanisch wirksamen Elemente bei den Palmen geradeso gruppiert wie bei den Bambusgewächsen: ein aus zahlreichen Bastbelegen bestehender Hohlzylinder, dessen Wanddicke nur einem verhältnismäßig kleinen Bruchteil des ganzen Durchmessers entspricht. Da die Beseitigung

der zentralen, weicheren Partien keine Schwierigkeit macht, so werden gewisse Palmen als Wasserleitungsröhren, Dachrinnen u. dgl. verwendet, wie z. B. Arenga saccharifera, Borassus flabellifer u. a. Bei Cocos coronata, Metroxylon Rumphii u. a. ist das Mark sogar so weich, daß es von den Eingeborenen zu Brot verbacken wird.

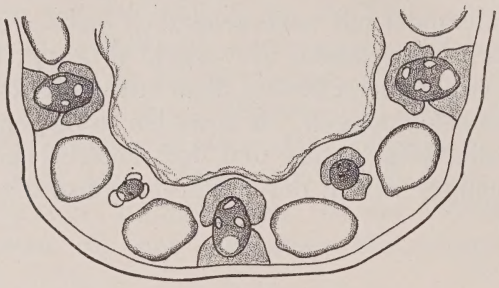


Fig. 18.
Hälfte eines Querschnittes durch den Halm von Scirpus caespitosus (90/1).

Bei verschiedenen Juncaceen und Cyperaceen finden wir ein System von zusammengesetzten Trägern, das wir an einzelnen Beispielen näher ins Auge fassen wollen. Alle Verschiedenheiten zu berücksichtigen, ist wegen der Mannigfaltigkeit der Konstruktionstypen unmöglich.

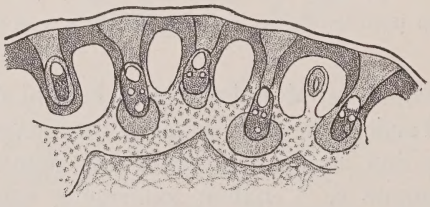


Fig. 19.
Stück eines Querschnittes durch den Halm von Kobresia caricina. Innere Trägergurtungen durch festes Parenchym tangential verbunden (60/1).

Bei Scirpus caespitosus (Fig. 18), Eriophorum alpinum, Kobresia caricina (Fig. 19), ferner bei verschiedenen Carices, zumal solchen von schmächtigem oder mittlerem Wuchs, sind subepidermale Bastbündel mit tieferliegenden Gefäßsträngen zu radialen I-förmigen Trägern verbunden, die aus je zwei durch Mestom oder Parenchym verbundenen Bastmassen bestehen. Kleine Träger, die die Epidermis nicht berühren, wechseln in der Regel mit den subepidermalen größeren ab. Im Stengel von

Juncus glaucus (Fig. 20) und Schoenus nigricans sind die subepidermalen Bastrippen nicht direkt an die Mestomstränge angelegt, liegen jedoch mit den inneren und größten Gefäßbündeln im gleichen Radius und bilden mit ihren starken Bastbelegen T-förmige Träger. Ich verweise auf die Zeichnung. Wie schon hieraus hervorgeht, besteht die „Füllung" aus einem dünnwandigen Parenchym, einem kleinen Bastbeleg und dem großen Mestombündel. Zwischen den Hauptträgern liegen kleinere Träger; ihr Zweck ist in erster Linie, den ziemlich breiten Zwischenstücken die nötige Festigkeit zu verleihen.

In Figur 21—22 ist ein Fall dargestellt, wo T-förmige Träger die obere und untere Blattseite miteinander verbinden; die Mitte

Fig. 20.
Teil eines Querschnittes durch einen außergewöhnlich starken Stengel von Juncus glaucus (30/1).

der größeren Träger nehmen die Leitbündel ein. Diese Konstruktionsform ist besonders ausgeprägt bei den Blättern vieler Gramineen und Cyperaceen und bringt in einfacher Weise die mechanisch zweckmäßigste Anordnung der festen Teile zum Ausdruck.

Träger von gleichem Widerstande. Da bei der Belastung eines Balkens an seinem freien Ende das statische Moment des Gewichts P mit der Länge l des Hebelarms zunimmt, so leuchtet ohne weiteres ein, daß auch das Biegungsmoment des Balkens in demselben Verhältnis zunehmen muß, wenn die Inanspruchnahme

pro Flächeneinheit für die ganze Länge konstant bleiben soll. In der Gleichung $P l = \sigma E W$ bleibt alsdann W für die sukzessiven Querschnitte der Grösse l proportional. Ist z. B. $W = 100$, wenn $l = 1$, so erhält es für $l = 10$ den zehnfachen, für $l = 20$ den zwanzigfachen Wert u. s. f.

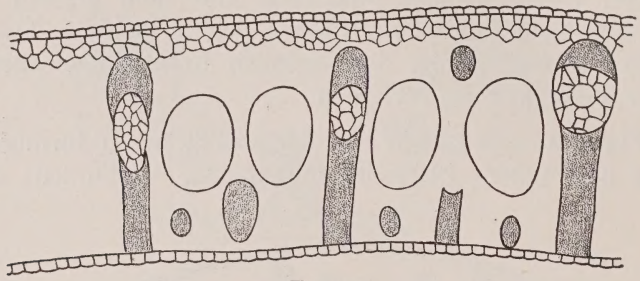


Fig. 21.
Querschnitt durch das Blatt von Phormium tenax (60/1).

Ein solcher Balken ist in seiner ganzen Länge in gleichem Maße biegungs- und bruchfest, d. h. es liegt kein Grund vor, daß der Bruch infolge von Überlastung an einer bestimmten Stelle stattfinde; er ist mit anderen Worten ein Träger von gleichem Widerstande.

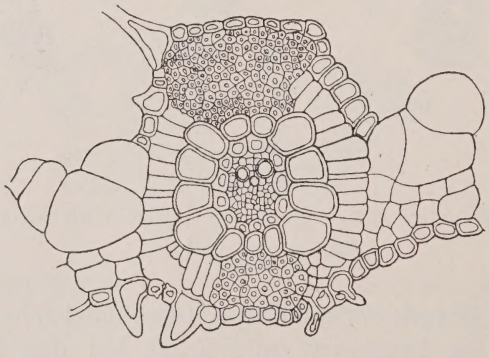


Fig. 22.
Querschnitt durch das Blatt von Aeluropus villosus (350/1). (Vergl. Holtermann, Einfluß des Klimas. Leipzig 1907.)

In der Natur kommt eine ähnliche Inanspruchnahme, wie die hier vorausgesetzte, häufig vor. Gute Beispiele liefern namentlich die Halme der Gräser, bei welchen die endständige Infloreszenz dem Winde als Angriffsfläche dient, desgleichen junge Kiefern in geschlossenem Bestande, wo nur die kleine Krone vom Stoße der

bewegten Luft getroffen wird, ferner Blütenschäfte mit endständigen Köpfchen etc. Alle diese Stengelorgane verjüngen sich tatsächlich nach oben hin in sinnfälliger Weise und entsprechen jedenfalls annähernd den obenbezeichneten Bedingungen für Träger von gleichem Widerstande.

Wanddicke des Systems. Obwohl das mechanische Prinzip in botanischen Kreisen nun schon lange anerkannt ist, so war doch meine Arbeit anfangs recht abfälliger Kritik ausgesetzt. Diese hat freilich jetzt nur noch ein historisches Interesse. Indes möchte ich einen Punkt doch kurz zur Sprache bringen.

Detlefsen meinte, daß es für die Erreichung hoher Biegungsfestigkeit zweckmäßig wäre, wenn bei oberirdischen Organen der Durchmesser viel größer und das mechanische System in die Peripherie verlegt wäre. Dagegen ist nun zu erwidern, daß hier-

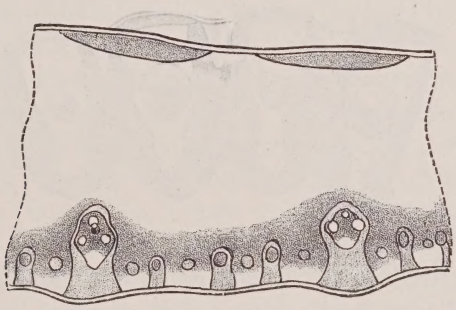


Fig. 23.
Querschnitt durch die Blattspreite von Zea Mais (28/1).

bei die Wanddicke des Systems bei gleichem Materialaufwand zu gering ausfallen würde, was notwendig eine Einknickung auf der Druckseite zur Folge hätte.

Auch die Ingenieure geben in der Praxis ihren Konstruktionen eine gewisse Wanddicke, und zwar ist diese oft verhältnismäßig bedeutend. Bei den gußeisernen Säulen beträgt sie in der Regel $^1/_5$ bis $^1/_6$, und selbst in extremen Fällen noch $^1/_8$ bis $^1/_9$ des Durchmessers.

Die Wanddicke des mechanischen Systems muß auch bei Pflanzen im richtigen Verhältnis zum Durchmesser stehen. Dies in Zahlen auszudrücken, ist indessen noch schwieriger, als wenn es sich um Guß- und Schmiedeeisen handelt, da ja das Material außerordentlich verschieden sein kann. Dessenungeachtet irre ich wohl kaum, wenn ich das Minimum der erforderlichen Wanddicke

auf ungefähr $^1/_7$ bis $^1/_8$ des Durchmessers ansetze. Beim Roggen beträgt die Wanddicke allerdings nur $^1/_{10}$ des Stengeldurchmessers, z. B. 0,4 mm auf 4 mm.

Zug- und Druckgurtungen in biegungsfesten Blattorganen. Besondere Erwähnung verdient der Unterschied zwischen den Gurtungen der Blattoberseite und -unterseite bei Zea-Mais und verschiedenen Savannengräsern. Da nämlich die Oberseite der Blätter vorwiegend auf Zug, die Unterseite auf Druck in Anspruch genommen wird, so ist jene mit einem aus wenigen Zelllagen bestehenden, aber ziemlich breiten, bandartigen Streifen, diese dagegen mit nach innen vorspringenden Trägern ausgestattet, welche das Einknicken infolge der Druckspannungen verhüten. Ein Blick auf die beigegebene Figur 23 gibt uns im allgemeinen Aufschluß über die Anordnung der Konstruktionsteile. Der nach unten vor-

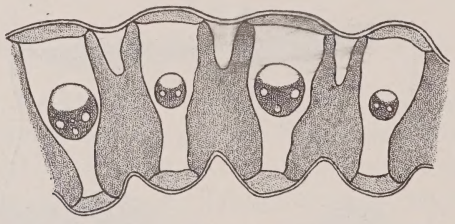


Fig. 24.
Querschnitt durch die Blattspreite von Gynerium argenteum (40/1).

springende Mittelnerv zeigt auf der konvexen Seite der Schnitte einen Halbkreis von stärkeren und schwächeren Trägern in regelmäßigem Wechsel, oder es sind zwei durch Parenchym verkoppelte Gurtungen vorhanden, von denen die äußere von der subepidermalen Bastmasse, die innere von Mestom nebst zugehörigen Bastbelegen gebildet wird. Diese stellen die Druckgurtungen dar. Die bandartigen Platten auf der oberen Seite des Mittelnervs liegen ebenfalls unmittelbar unter der Epidermis. Sie bestehen aus Bastzellen und funktionieren als Zuggurtungen.

In mechanischer Beziehung interessant ist ferner das Verhalten der Blätter von Gynerium argenteum (Fig. 24). Die morphologisch obere, d. h. die in der Knospe nach innen gekehrte Seite kommt hier tatsächlich infolge einer Drehung von 180° nach unten zu liegen, wird also zur Druckseite. Auf dieser Seite befinden sich dementsprechend auch die nach innen vorspringenden Druckgurtungen im Mittelnerv, während die entgegengesetzte Seite ein breites Zugband aufweist (obige Fig. 24 stellt nicht den Mittelnerv dar).

Bei der Konstruktion der Brücken, z. B. solcher nach Paulischem System, verfahren die Ingenieure nach einem ganz ähnlichen Prinzip, wie wir es schon in der freien Natur haben zur Anwendung kommen sehen. Der Zugbogen besteht aus aufeinanderliegenden Platten von Flacheisen, die durch Bolzen miteinander verbunden sind, der Druckbogen dagegen aus einem viereckigen, eisernen Hohlprisma. Wenn wir den letzteren in der Längsrichtung zusammendrücken, wie es bei der Belastung geschieht, erweist er sich als biegungsfest, während eine Eisenlamelle einknicken würde. Solche Brücken nach Paulischem System findet man besonders in Süddeutschland; dahin gehört z. B. die Isarbrücke bei Großhesselohe, die Mainbrücke bei Kitzingen u. a. Aber natürlich ist bei Brücken die untere Seite auf Zug, die obere auf Druck konstruiert.

Eigenschaften der mechanischen Zellen. Wir gehen nun zu den Eigenschaften der Skelettzellen über. In betreff des Kollenchyms ist zu bemerken, daß es außerordentlich verbreitet ist und sich besonders bei vielen dikotylen Pflanzen findet. Die Kollenchymzellen sind ja leicht kenntlich: sie sind bald von parenchymatischer, bald von prosenchymatischer Form. In ihrer typischen Gestalt weisen sie charakteristische Verdickungen der Zellenecken auf; wenn sie Tüpfel haben, so sind diese niemals schief, wie beim Bast und Libriform, sondern longitudinal gestellt. Vor allem muß jedoch hervorgehoben werden, daß die Kollenchymzellen immer lebende Zellen sind; sie führen Plasma. Das ist besonders zweckmäßig; denn die Aufgabe des Kollenchyms ist es in erster Linie, den jungen Pflanzenorganen, die sich noch in der Entwickelung befinden, eine gewisse Festigkeit zu verleihen, wobei es zugleich vermöge seiner Wachstumsfähigkeit imstande sein soll, mit den übrigen Zellen Schritt zu halten. Übrigens hat das Kollenchym keinen einheitlichen Ursprung; es kann aus der Epidermis, dem Kambium oder Grundparenchym hervorgehen.

H. Ambronn hat eingehende Untersuchungen über die mechanischen Eigenschaften des Kollenchyms angestellt. Es zeigte sich bei seinen Versuchen, daß es in betreff der absoluten Festigkeit dem Bast nur wenig nachsteht, und daß es erst bei einer Belastung von 10—12 Kilo pro qmm reißt. Es unterscheidet sich jedoch vom Bast in einem sehr wesentlichen Punkte. Während bei letzterem die Elastizitätsgrenze ziemlich hoch liegt und erst bei einer Belastung von ungefähr 10—20 Kilo pro qmm überschritten wird, tritt bei dem Kollenchym eine bleibende Verlängerung schon bei einer Belastung von $1^1/_2$—2 Kilo pro qmm ein.

Während das Kollenchym mehr mit dem Knorpel zu vergleichen ist, können die Bast- und Libriformzellen mehr den Knochen an die Seite gestellt werden. Sie haben beide, wie oben angedeutet, schiefgestellte Poren. Es ist anzunehmen, daß diese in ihrer Neigung mit derjenigen der Molekularreihen der Membran übereinstimmen. Die Neigung der Poren ist übrigens sehr verschieden; doch sind sie immer links- und nie rechtsgehend. Auch hier ist uns die Ursache dieses Verhaltens völlig unbekannt. Mechanisch ist es auch gleichgültig, nach welcher Seite die Poren geneigt sind.

Die Bastzellen zeigen in der Regel die Reaktionen verholzter Zellen, d. h. sie färben sich durch Phlorogluzin und Salzsäure rot. Hiervon bilden jedoch die Bastfasern der Asklepiadeen, Apocyneen, Urticaceen, ebenso der Lein eine Ausnahme; hier tritt bei Behandlung mit Jod und Schwefelsäure Blaufärbung ein; sie verhalten sich in dieser Beziehung wie das Kollenchym. Alle diese unverholzten Zellen sind physiologisch dadurch charakterisiert, daß sie wachstumsfähig sind.

Sanio unterscheidet zwischen Bast- und Libriformzellen, obwohl sie sich nicht durch anatomische Merkmale, sondern nur durch ihre Lage unterscheiden; jene liegen außerhalb, diese innerhalb des Kambiumringes.

Im „Mechanischen Prinzip“ habe ich hervorgehoben, daß alle mechanischen Zellen unter sich verwandt sind und ein durch bestimmte Merkmale ausgezeichnetes, anatomisches System bilden. Von diesem Gesichtspunkte aus war es nun notwendig, eine Änderung in der Terminologie herbeizuführen. Die leitenden Gewebe, die vorzugsweise Eiweißstoffe, Kohlenhydrate, Wasser und Luft führen, bilden gleichfalls ein System für sich, und da sie vorzugsweise ernährungs-physiologischen Zwecken dienen, stehen sie zu den nicht selten damit verbundenen, mechanischen Elementen in einem prinzipiellen Gegensatz. Die sämtlichen Elemente der Gefäßbündel, mit Ausschluß der mechanischen, habe ich deshalb als Mestom bezeichnet; man kann also von einem Mestombündel reden und weiter dessen einzelne Teile als Hadromestom und Leptomestom bezeichnen (abgekürzt Hadrom und Leptom).

Lokalmechanische Belege. Es gibt verschiedene Fälle, wo die mechanischen Zellen offenbar nicht zur Architektur gehören, sondern nur eine lokalmechanische Bedeutung haben; meist schützen sie das Leptom und andere dünnwandige Gewebe, die Zerrungen nicht vertragen. Bei mehreren von unseren Laubbäumen

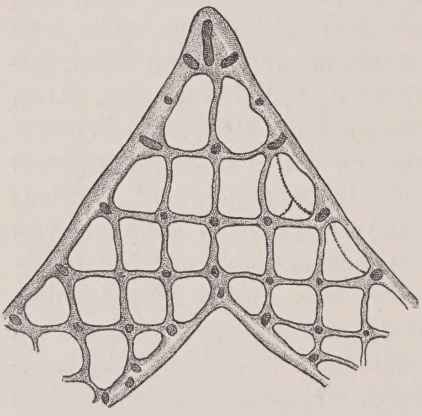
kommen bekanntlich oft große Gruppen von lokalmechanischen Bastzellen in der Rinde vor. Ein bekanntes Beispiel ist die Linde, deren Bast auch eine praktische Verwendung hat; für den Baum dient er ohne Zweifel nur zum Schutze des Leptoms. Bei der Weinrebe sind die Bastzellen in der Rinde anfangs in Gruppen angeordnet, die zur Festigung der ganzen Pflanze dienen; durch die Peridermbildung werden sie aber später abgeworfen. Die neu entstehenden Bastgruppen schließen sich in tangentialen Reihen direkt an die Siebröhren an und schützen dieselben in der schon erwähnten Weise. Die Aufgabe der Festigung fällt nun dem Holze zu.

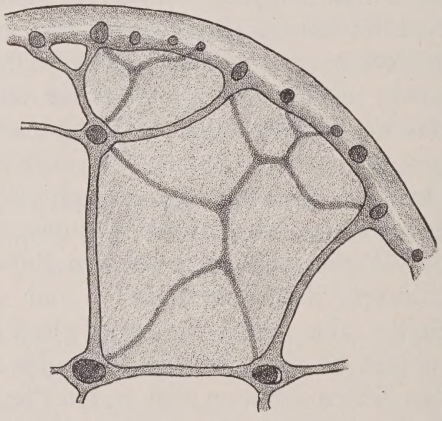
Konkurrenz zwischen mechanischen und assimilierenden Zellen. Übrigens dürfen wir nicht vergessen, daß die Anpassungsbedürfnisse in dem Kampf ums Dasein nach den verschiedensten Richtungen hin zur Geltung kommen. Die verschiedenen Prinzipien werden daher oft miteinander in Streit geraten, und es muß ein gewisser Mittelweg gefunden werden. Auch das mechanische Prinzip bietet mehrere solcher Beispiele. Wie wir gesehen haben, müssen die mechanischen Zellen in biegungsfesten Organen in möglichst peripherischer Lage angebracht werden; andererseits ist der Assimilationsprozeß der Pflanzen abhängig von der Wirksamkeit der grünen Zellen; bekanntlich assimilieren die chlorophyllführenden Zellen nur unter dem Einfluß des Lichtes. Sollen also beide Systeme gleichzeitig mit Nutzen funktionieren, so gibt es nur zwei Möglichkeiten: entweder die chlorophyllführenden Zellen nehmen den ersten Platz ein, während die mechanischen Zellen zurücktreten, oder beide teilen sich in den Raum. Beide Fälle sind äußerst häufig. Als Beispiel für den ersten erwähne ich die Liliaceen; den anderen Fall zeigen viele Equiseten-Stengel, bei welchen die vorspringenden Partien aus mechanischen, die dazwischenliegenden dagegen aus assimilierenden Zellen bestehen.

Einen besonderen Fall bilden die Stengelorgane der Gramineen, deren Internodien teilweise von Blattscheiden umhüllt werden. Die grünen Zellen, die zwischen den vorspringenden Rippen liegen, können in dem unteren Teil des Internodiums ihren Zweck kaum erfüllen, da das Licht seinen Einfluß hier nicht geltend machen kann. Die mechanischen Zellen rücken daher gegen die Peripherie vor und verdrängen fast vollständig die assimilierenden Zellen.

Diaphragmen. Noch muß ich eine spezifisch mechanische Einrichtung erwähnen, die recht häufig bei verschiedenen Gewächsen vorkommt. Die großen Luftgänge, die im Stengel verlaufen, z. B. bei Scirpus lacustris, Juncus glaucus u. a., und

die sich auch bei submersen Wasserpflanzen finden, werden in größeren oder kleineren Abständen von in der Regel quergestellten Diaphragmen unterbrochen. In den Figuren 25 und 26 sind zwei Beispiele dieser Architektur abgebildet, die übrigens in ähnlicher Weise von den Ingenieuren angewendet wird, um z. B. hohlen, schmiedeisernen Trägern die nötige Festigkeit zu geben. In den meisten Fällen kommt ein Maschenwerk durch Mestomanastomosen zustande, die aus mehr oder weniger langgestreckten, zum Teil etwas dickwandigen Zellen und aus Ring-, Netz- oder Tüpfelgefäßen bestehen. Besonders oft finden sich solche Mestomanastomosen in den Blättern; man braucht nur einen Blick auf ein von der Sonne durchleuchtetes Blatt zu werfen, um





Beispiele von Diaphragmen.

Fig. 25. Querschnitt durch die Blattmitte von Sparganium racemosum (14/1).

Fig. 26. Teil eines Stengelquerschnittes von Scirpus lacustris (27/1).

zu beobachten, wie die Nerven anastomosieren. Bei Palmen und besonders bei Marantaceen bestehen diese Anastomosen teilweise aus echten Bastfasern.

Zugfeste Organe.

Nun bleibt uns noch übrig, die Orientierung der mechanischen Elemente aufzuzeigen, die in Organen vorkommen, welche der Biegungsfestigkeit nicht bedürfen. Man braucht nur an die Wurzeln eines im Sturme sich bewegenden Bambusrohres zu denken, um zu verstehen, daß diese Organe oft einem enormen Zuge ausgesetzt sind. Einzelne Pflanzen wachsen untergetaucht in stillen Gewässern, wo Anforderungen an Biegungsfestigkeit gänzlich wegfallen, während

andere wiederum sich in oft schnell fließenden Flüssen oder Bächen ausbreiten, wo es in erster Linie darauf ankommt, daß die Organe zugfest gebaut sind. In dieser Hinsicht bieten die verschiedenen Potamogetonarten höchst instruktive Beispiele; je nach dem Charakter des Standortes sind sie im höheren oder geringeren Grade zugfest.

Bei der bei uns so allgemein verbreiteten Wasserpflanze Hottonia palustris sind die untergetauchten Teile zugfest, während der Stengel, der sich über dem Wasser befindet, biegungsfest ist. Ganz ohne mechanisches Gewebe sind die verschiedenen Najasarten, die im stillen Wasser leben.

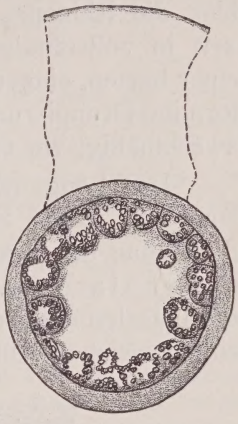


Fig. 27.
Querschnitt durch das Rhizom von Crocosmia aurea (28/1).

Es fragt sich nun, wie nach rationellen Konstruktionsprinzipien die Elemente anzuordnen seien. Bei zugfesten Organen werden tatsächlich die Leitbündel sowie die mechanischen Bündel nach der Mitte verlegt. (Vergl. Fig. 27 und 28.) Ich muß nun daran erinnern, daß die Zugfestigkeit ausschließlich von dem Querschnitt der widerstandsfähigen Elemente abhängt; theoretisch ist es gleichgültig, wie diese angeordnet sind; in der Praxis jedoch wird man eine kompakte Masse isolierten, einzelnen Strängen vorziehen. Es ist demnach zu erwarten, daß auch in Pflanzenorganen, die nur dem Zug ausgesetzt sind, die mechanischen Elemente eine zentrale Lage einnehmen.

Schutz gegen radialen Druck. Bei dieser Gelegenheit will ich einige Beispiele von Organen erwähnen, die in der Erde leben, aber dessenungeachtet mittelst mehrerer Reihen von mechanischen Zellen nach außen abgegrenzt sind. Solchen Vorkommnissen begegnet man besonders dann, wenn das Rindenparenchym von zahlreichen größeren Luftkanälen durchzogen ist, die gegen den radialen Druck des umgebenden Mediums geschützt werden müssen. Bei verschiedenen Rhizomen, die in lehmigem oder wasserdurchtränktem Boden leben, sind große Luftkanäle notwendig, die die Festigkeit allerdings sehr beeinträchtigen. Hier ist es erforderlich, daß der peripherische Teil des Rindenparenchyms durch Anlegung von mechanischen Zellen, meist

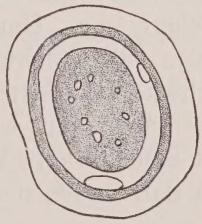


Fig. 28.
Querschnitt durch die Wurzel von Carex Schreberi.

in Form eines hohlzylindrischen Bastmantels, gefestigt wird. Dieser hat oft eine große Mächtigkeit, so z. B. bei tropischen Gewächsen, die einer längeren Trockenperiode ausgesetzt sind, in der der Boden eintrocknet und ganz steinhart wird. Sehr gute Beispiele geben hier die Rhizome verschiedener Gramineen, die in der Regenzeit in vollständig durchtränktem Boden leben, aber später von einer harten, eingetrockneten Erdmasse umgeben werden. Die ringförmige Gruppierung der mechanischen Zellen ist unzweifelhaft sehr zweckmäßig, wo es gilt, den radialen Druck unschädlich zu machen.

Das Längenwachstum der Pflanzen vollzieht sich bekanntlich zum Teil in der Scheitelregion; doch gibt es Stammorgane, wie die Halme der Gramineen, Equiseten usw., die zugleich ein starkes, interkalares Wachstum besitzen, das sich hauptsächlich auf den basalen Teil der Internodien beschränkt. Dieser besteht aus einem weichen, chlorophyllfreien Gewebe, das im stetigen Wachs-

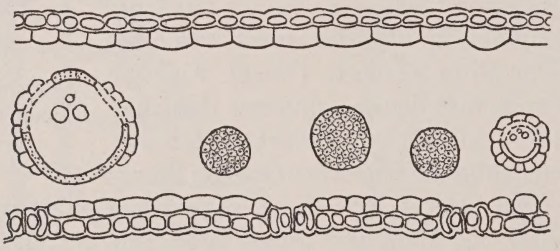


Fig. 29.

tum begriffen ist. Mechanische Elemente mangeln hier vollständig oder kommen höchstens nur als kleine, vereinzelte kollenchymatische Beläge vor. Um nun dieser Schwäche in der Festigkeit des Organs abzuhelfen, umschließen biegungsfeste Blattscheiden die schwachen Partien des Stammes.

Weniger wirksam als die Umschließung mit Blattscheiden ist eine stärkere Verdickung des Internodiums oberhalb des Knotens, so daß dieses die Form eines abgestumpften Kegels annimmt.

Anmerkungen.

I.

Die Annahme, daß die Blätter mancher Landpflanzen, z. B. der Palmen, infolge ihrer Inanspruchnahme durch den Wind mehr biegungsfähig als biegungsfest konstruiert seien, indem die mechanischen Stränge von der Peripherie nach der Mitte verschoben erscheinen, bedarf der Einschränkung. So lange die Blattanatomie subepidermale Rippen aufweist, was bei den Palmen gewöhnlich zutrifft, muß die Konstruktion als biegungsfest bezeichnet werden, auch wenn die Rippen nicht opponiert liegen. Die Belege der Gefäßbündel sind in diesem Falle vorwiegend

lokalmechanische Schutzeinrichtungen. Ausgeprägt biegungsfähig, d. h. nach den Regeln der Zugfestigkeit konstruiert, ist von den näher untersuchten Palmen nur Martinezia, wo mitten im Blattgewebe zwischen den Gefäßbündeln starke Baststränge vorkommen, während peripherische Rippen vollständig fehlen (vergl. Fig. 29). Man ersieht hieraus, wie die Natur verfährt, wenn es sich wirklich um Herstellung biegungsfähiger und zugleich zugfester Organe handelt.

II.

Die Beziehungen zwischen Molekularstruktur und Festigkeit der mechanischen Zellen sind nur teilweise aufgedeckt. Man weiß, daß die Membranen in der Richtung der Molekularreihen, die gewöhnlich linksschief verlaufen, die größte Zugfestigkeit und die geringste Dehnbarkeit besitzen. Das Maximum der Dehnbarkeit (wie auch das der Quellung) fällt in die Richtung, welche auf der eben genannten senkrecht steht.

Welche Bedeutung dagegen der verschiedenen Neigung der Molekularreihen, die von 0 bis 50° und darüber variiert, beizumessen sei, ist nicht befriedigend aufgeklärt. Mit der Anpassung auf Zug oder Druck scheinen diese Verschiedenheiten nicht zusammenzuhängen; denn die Tracheiden der Koniferen zeigen sowohl auf der Zugseite der Äste (im Weißholz), als auch auf ihrer Druckseite (im Rotholz) linksschiefe Molekularreihen mit starker Neigung zur Längsachse. Ebenso liefern zug- und druckfeste Organe keine sicheren Anhaltspunkte zur Aufklärung der Neigungsdifferenzen.

III.

In einer größeren Arbeit über die physiologische Anatomie der Algen hat Wille nachgewiesen, daß auch bei höheren Algen zug- und biegungsfeste Konstruktionen im Thallus vorkommen, damit sie der Einwirkung der Meereswellen widerstehen können und nicht zerreißen. Besonders bei den Laminariaceen und Fucaceen fand er dickwandige, mechanische Gewebe, deren Zellen die wesentlichen Eigenschaften des Kollenchyms besitzen; sie haben in vielen Fällen eine sehr große Dehnbarkeit, erfahren jedoch bei stärkerer Belastung stets bleibende Verlängerungen.

Bei Laminaria saccharina wurde die Elastizitätsgrenze bei 50 g pro qmm überschritten. Bei den Florideen wird diese Grenze bei einer noch geringeren Belastung erreicht; dafür vertragen sie eine größere Dehnung, so bei Sarcophyllis edulis bis zu 7% und bei Porphyra laciniata bis zu 11%.

Betreffs der Dehnbarkeit bemerkt Wille, daß diese überaus groß ist. Bei Laminaria saccharina konnte die Mitte des Blattes 26% gedehnt werden, es trat dann eine bleibende Verlängerung von 9,6% ein. Bei Sarcophyllis edulis fand er die Zahlen 33% resp. 7,1.

IV.

In einer Arbeit „Über die mechanischen Eigenschaften des Rot- und Weißholzes der Fichte und anderer Nadelhölzer" hat P. Sonntag nachgewiesen, daß die Oberseite (Zugseite) der Äste, welche aus Weißholz besteht, eine doppelt so große Zugfestigkeit hat, wie die aus Rotholz bestehende Unterseite. Sonntag hat weiter konstatiert, daß die Unterseite der Äste (Druckseite) durch Ausbildung der stark verdickten Elemente des Rotholzes druckfester als die Oberseite ist. Die Biegungsfestigkeit des nichthomogenen Trägers, wie ihn die Äste darstellen, wird durch diese Anordnung erhöht, aber nur in ihrer natürlichen Lage zur Richtung der Schwere.

Wichtigere Literatur.

Ambronn, H., Über die Entwickelungsgeschichte und die mechanischen Eigenschaften des Kollenchyms. Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. XII, 1881.

Ball, V. M., Der Einfluß von Zug auf die Ausbildung von Festigungsgewebe. Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. XXXIX, 1903.

Clausen, P., Einleitung in die Theorie der Konstruktion biegungsfester Pflanzenteile. Math.-Naturwiss. Blätter 1907.

Cohn, Jonas, Beiträge zur Physiologie des Kollenchyms. Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. XXIV.

Detlefsen, L., Über die Biegungselastizität von Pflanzenteilen. Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg, Bd. III.

Dietz, A. M., Das Diaphragma in dem Marke der dikotylen Holzgewächse. Math. und naturw. Berichte aus Ungarn, Bd. XVII., 1901.

Haberlandt, Fr., Versuche über die Tragfähigkeit und Elastizität der Bastbänder gerösteter Hanfpflanzen. Forschungen auf dem Gebiete der Agrikulturphysik, herausgegeb. von Wollny. Bd. I. 5. Heft.

Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. 3. Auflage. Leipzig 1904.

— Über die Entwickelungsgeschichte und den Bau der Samenschale bei der Gattung Phaseolus. Sitzungsb. der Wiener Akad. Bd. LXXV. 1887. Abt I.

— Zur Anatomie der Begonien. Mitteil. des naturwiss. Vereines für Steiermark, 1887.

Herzog, J., Über die Systeme der Festigung und Ernährung in der Blüte, Inaugural-Diss. Freiburg i. d. S. 1902.

Hintz, R., Über den mechanischen Bau des Blattrandes mit Berücksichtigung einiger Anpassungserscheinungen zur Verminderung der lokalen Verdunstung. Nova acta der k. Leop. Car. Akademie, Bd. LIV 1889.

Holtermann, C., Einfluß des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe. Leipzig 1907.

v. Höhnel, Über den Einfluß des Rindendruckes auf die Beschaffenheit der Bastfasern der Dikotylen. Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. XV p. 311. 1884.

Koop, H., Anatomie des Palmenblattes mit besonderer Berücksichtigung ihrer Abhängigkeit von Klima und Standort. Inaugural-Diss. Zürich 1906.

Laissle, Fr., und Ad. Schübler, Der Bau der Brückenträger mit besonderer Rücksicht auf Eisen-Konstruktionen. Stuttgart 1869.

Pfeffer, W., Über den Einfluß von Zugkräften auf die Festigkeit und die Ausbildung mechanischer Gewebe in Pflanzen. Berichte der Sächs. Akad. d. Wissensch. 1891.

Potonié, H., Das mechanische Gewebesystem der Pflanzen. Kosmos Bd. VI. Jahrg. 1882.

— Elemente der Botanik. 3. Auflage. Berlin 1894.

Schütze, W., Zur physiologischen Anatomie einiger tropischer Farne, besonders der Baumfarne. Inaugural-Diss. Berlin 1905.

Schwendener, S., Das mechanische Prinzip im Bau der Monokotylen. Leipzig 1874.

— Zur Lehre von der Festigkeit der Gewächse (gesammelte Mitteilungen Bd. II. p. 3).

— Über die Verschiebung der Bastfasern im Sinne von Höhnels. Ebenda p. 34.

Sonntag, P., Über die mechanischen Eigenschaften des Rot- und Weißholzes der Fichte und anderer Nadelhölzer. Pringsheims Jahrbücher Bd. XXXIX, S. 70.
Stahl, E, Regenfall und Blattgestalt. Annales du Jardin bot. de Buitenzorg Bd. XI (1893) Seite 181.
Tschirch, A., Beiträge zur Kenntnis des mechanischen Gewebesystems der Pflanzen. Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. XVI.
Vöchting, H., Zur experimentellen Anatomie. Nachrichten der Gesellsch. d. Wiss. zu Göttingen 1902.
Weisbach, Julius, Lehrbuch der Ingenieur- und Maschinenmechanik. Braunschweig 1865.
Westermaier, M., Beiträge zur Kenntnis des mechanischen Gewebesystems. Monatsberichte d. K. Akad. d. Wissensch. Berlin 1881.
— Über gelenkartige Einrichtungen an Stammorganen. Mitteil. d. naturf. Gesellsch. in Freiburg (Schweiz) 1901.
Wiedersheim, W., Über den Einfluß der Belastung auf die Ausbildung von Holz- und Bastkörpern bei Trauerbäumen. Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. XXXVIII, 1902.
Wiesner, J., Rohstoffe des Pflanzenreiches.
Wille, N., Bidrag til Algernes physiologische Anatomie. K. Svenska Vetenskaps Akademiens Handlingar, Bd. XXI, Nr. 12, 1885.

Mechanische Probleme der Botanik Schwendeners S. Engelmann 1909 Leipzig

Theorie der Blattstellungen.

Einleitung.

Während ich bei den Studien über „Das mechanische Prinzip im Bau der Monokotylen“ keine Vorarbeiten, auf die ich mich stützen konnte, zu berücksichtigen hatte, war die Sachlage eine ganz andere, als ich meine Untersuchungen zur mechanischen Theorie der Blattstellungen begann. In den hierher gehörenden Fragen hatte ich mehrere Vorgänger. So veröffentlichten im Jahre 1837 die Gebrüder L. und A. Bravais in den „Annales des sciences naturelles“ eine größere Abhandlung unter dem Titel „Essai sur la disposition des feuilles curvisériées“, worin sie die Anordnung der Blätter zum Gegenstand von Berechnungen und mathematischen Betrachtungen machten. Diese Arbeit ist für die Einführung in die Lehre von den Spiralstellungen und insbesondere für die rechnerische Behandlung derselben heute noch unentbehrlich. Ungefähr zu derselben Zeit beschäftigte sich auch A. Braun

mit der Spiralstellung der Blätter. Die Theorie, die er aufstellte, gründete sich eigentlich auf Ideen des hochbegabten, originellen Karl Schimper und steht vollständig auf dem Boden der idealistischen Anschauung, die alle Formen und Gestaltungen der Natur als Ausdruck ewiger Ideen betrachtet und deshalb jeden Versuch unterläßt, natürliche Ursachen zur Erklärung der pflanzlichen Gestaltungsprozesse heranzuziehen.

Es ist Hofmeisters Verdienst, auf den Irrtum in der Grundanschauung der letzterwähnten Theorie hingewiesen zu haben. In seiner allgemeinen Morphologie bezeichnet er diese Grundanschauung als vollständig verfehlt und sucht die Stellungsverhältnisse auf rein mechanische Ursachen zurückzuführen. Ich muß indessen darauf verzichten, auf die Einzelheiten der Darstellung einzugehen.

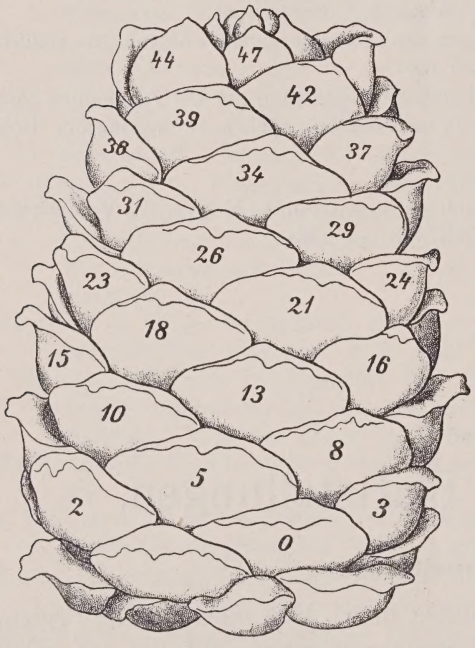


Fig. 30.

Im Gegensatz zu früheren Autoren betrachte ich mit Hofmeister die seitlichen Organe nicht als isolierte, mathematische Punkte, sondern als körperliche Gebilde, die sich jedenfalls in den ersten Entwickelungsstadien unmittelbar berühren und gegenseitig aufeinander einwirken.

Um nun von einem mechanischen Gesichtspunkt aus die Stellungsverhältnisse seitlicher Organe beleuchten zu können, muß man zwei Dinge streng unterscheiden, nämlich 1. die Anlegung neuer Organe im Anschluß an die bereits vorhandenen, und 2. die nachträgliche Verschiebung derselben durch ihren gegenseitigen Druck.

Wir wollen zunächst ein System von spiralförmig angeordneten Organen betrachten, z. B. einen Tannzapfen. Die Spirallinie, die, in immer gleicher Richtung um den Stamm herumlaufend, sämtliche Organe auf dem kürzesten Wege in sich aufnimmt, nennen wir bekanntlich die Grundspirale. Wie aus meiner Darstellung

hervorgehen wird, brauchen indes die Blätter in ihrer Entstehung dieser Schraubenlinie nicht zu folgen, wenn sie auch später in schraubenliniger Anordnung stehen.

Bei den Tannzapfen und anderen Objekten können wir deutlich beobachten, daß die seitlichen Organe in rechts- und linksläufigen ungleich geneigten Schrägzeilen, sogenannten Parastichen, angeordnet sind; wir können sie leicht abzählen. Auf unserer Abbildung eines Zirbelzapfens (Fig. 30) ist die Zahl der Parastichen linksherum 3 oder 8, rechtsherum 5; bei einem Kiefernzweig ist diese Zahl 2 resp. 3. Weitere paarweise zusammengehörige Ziffern sind 8 und 13, 13 und 21 etc. Alle diese am häufigsten vorkommenden Zahlen hat man schon längst zusammengestellt und zu folgender Reihe angeordnet, die als Hauptreihe bezeichnet wird:

1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55 usw.

Jede folgende Zahl ist hier immer die Summe der beiden vorhergehenden.

Wie wir weiter aus der Figur ersehen, können sogenannte Orthostichen zustandekommen; darunter verstehen wir die Längslinien, die die senkrecht übereinander stehenden Organe miteinander verbinden.

Um die Umläufe zu bestimmen, welche nötig sind, um von einem Blatt auf der Grundspirale zu dem senkrecht über ihm gelegenen zu gelangen, wählt man ein bestimmtes Blatt als Ausgangspunkt und zählt von ihm aus die sich kreuzenden, augenfälligen Schrägzeilen. Sind diese Zahlen ermittelt, liegen z. B. 5 linksläufige und 8 rechtsläufige Zeilen vor, so ist es leicht, die Blätter zu numerieren und die Orthostichen zu bezeichnen. Um den Charakter jeder Stellung klarzulegen, ist die Veranschaulichung derselben auf der abgerollten Zylinderfläche wohl die zweckmäßigste.

Bei manchen reichlich mit Aussprossungen besetzten Achsen zeigt sich nun, daß die Divergenzen auf der sogenannten Grundspirale für die mehr oder weniger zahlreichen Glieder der Kette konstant bleiben; besonders glaubte man, daß gerade die Divergenzen $^1/_2$, $^1/_3$, $^2/_5$, $^3/_8$, $^5/_{13}$, $^8/_{21}$, $^{13}/_{34}$, ... die häufigsten wären. Diese Angabe findet sich noch in den meisten Lehrbüchern, ist jedoch unrichtig, weil die Zwischenwerte ebenso häufig vorkommen[1]).

[1]) Bei Prunus u. a. kommt allerdings $^2/_5$ Stellung vor, aber infolge nachträglicher Torsion.

Eine einfache mathematische Betrachtung lehrte schon Schimper und die Gebrüder Bravais, daß die Divergenzen der obenerwähnten Hauptreihe die Näherungswerte eines Kettenbruches darstellen von der Form

$$\cfrac{1}{2+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1+1}}}}$$

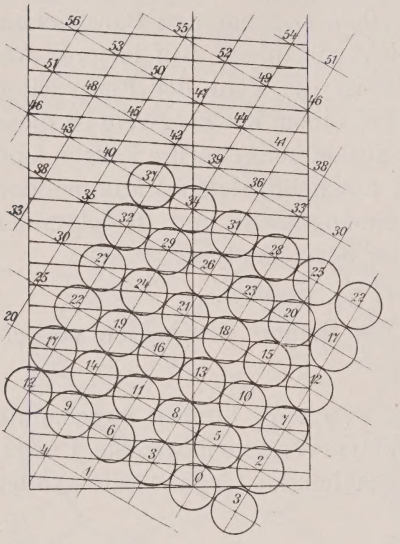


Fig. 31.

Außer der obengenannten Reihe 1, 2, 3, 5, 8, 13... sind auch andere nach dem gleichen Gesetz fortschreitende Reihen zu beobachten, z. B.

1, 3, 4, 7, 11, 18, 29 . . . . .
1, 4, 5, 9, 14, 23 . . . . . .
1, 6, 7, 13, 20, 33 . . . . . .
2, 5, 7, 12, 19, 31 . . . . . .

Alle diese Reihen, die übrigens sehr viel seltener vorkommen als die Hauptreihe, wurden schon von den Gebrüdern Bravais aufgestellt, die auch ihren Grenzwert berechneten.

Verschiebung kreisförmiger Organe.

Um nun die hierhergehörenden mechanischen Probleme möglichst einfach zu gestalten, stellen wir uns vor, daß die jugendlichen Organe sich am Stammscheitel berühren; wir nehmen weiter an, daß sie kreisrund und starr sind; denn nur dann können wir die erforderlichen Rechnungen leicht vornehmen und auf die möglichst einfache Form reduzieren. Gehen wir nun von irgend einer Spiralstellung aus und denken uns die Blätter auf einer abgerollten Zylinderfläche angeordnet, so erscheint hier die Grundspirale als ein System paralleler, etwas geneigter Linien. Bravais, Braun und Hofmeister wandten ebenfalls diese Methode an, während die Lehrbücher meist perspektivische Zeichnungen vorziehen, die jedoch keine komplizierten Stellungsverhältnisse darzustellen gestatten.

Wir wollen zunächst eine willkürlich gewählte Spiralstellung aus der Hauptreihe betrachten, z. B. die in Fig. 31 dargestellte $^{13}/_{34}$ Stellung. Durch die Dreier- und Fünferzeilen ziehen wir zwei

Linien, die sich in 27 schneiden; wir können sie als einen Dachstuhl mit zwei ungleichen Sparrenlängen ansehen. Ein Druck, der auf die Spitze des Dachstuhles wirkt, pflanzt sich weiter fort in der Richtung der beiden Sparren bis zum Auflager, wo sich die entsprechenden Komponenten in Horizontalschub und Auflagerdruck zerlegen.

Denkt man sich ein Organ mit spiraliger Anordnung der seitlichen Sprossungen, das ausschließlich an Umfang zunimmt, während Längenwachstum gar nicht stattfindet, so hat dies dieselbe Wirkung, wie in dem eben angeführten Beispiel der Druck auf den Dachstuhlgiebel parallel zur Längsachse.

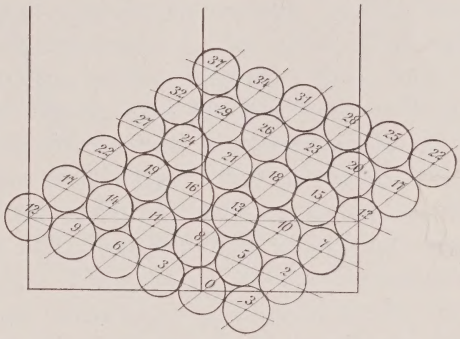


Fig. 32.

Die hierbei eintretenden Stellungsänderungen können vielleicht am besten durch ein Modell veranschaulicht werden, wozu man Pappschachteln, Spielmarken usw. verwenden kann, die nach dem Schema Fig. 31 numeriert sind. Beide Schachteln 12, die selbstredend dasselbe Organ darstellen und auf dem Rande der abgerollten Zylinderfläche liegen, sind mit Metallachsen versehen, die sich in den horizontalen Spalten des als Unterlage dienenden Brettchens bewegen. Ebenso besitzt die mit o bezeichnete Schachtel eine Achse, die in einem vertikalen Spalt verschiebbar ist. Das ganze System wird von Holzleisten umrahmt, deren Winkel mit Scharnieren versehen sind, so daß sich alle Verschiebungen leicht

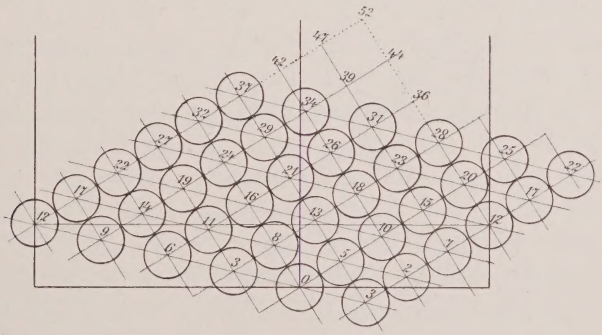


Fig. 33.

ausführen lassen. Setzen wir nun die obere Ecke des Rahmens einem Druck aus (Fig. 31), so rücken selbstverständlich die beiden 12 voneinander (Fig. 32), 37 bewegt sich in rechtsschiefer Kurve und geht schließlich etwas über die Linie 0, 34 hinaus.

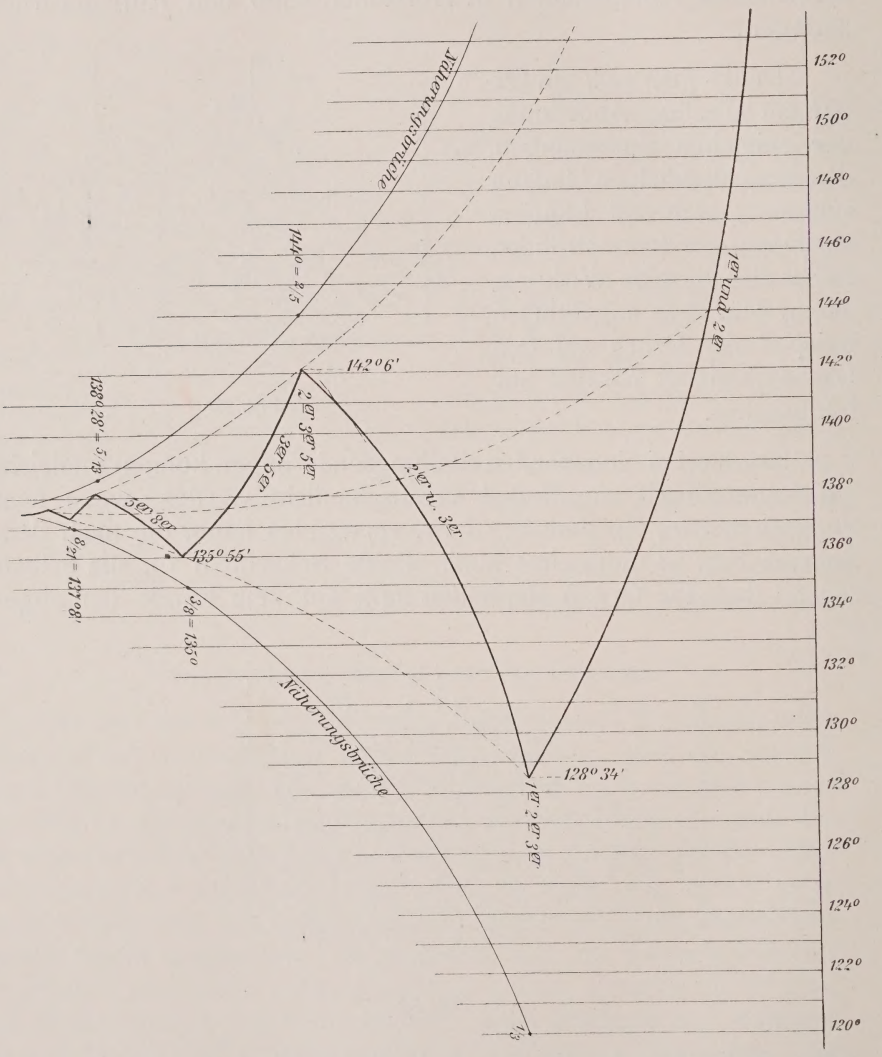


Fig. 34.

Mit dem Spiel des Dachstuhles, den die Dreier und Fünfer miteinander bilden, sind indes die Verschiebungen, die der longitudinale Druck verursacht, noch keineswegs erschöpft. Sobald der Öffnungswinkel den Grenzwert 120 Grad erreicht, berühren sich

die Walzen nicht bloß in der Richtung der Dreier- und Fünferzeilen, sondern auch in derjenigen der Achterzeilen. Organ 37 tritt in Kontakt mit 29, dieses mit 21 usf. Im nächsten Augenblick rücken jedoch die Schachteln der Dreierzeile auseinander; 37 stößt nicht mehr an 34, dieses nicht mehr an 31 usf. (Fig. 33). Die Fünferzeile verliert demnach ihre ursprüngliche Gegenstrebe, an ihrer Stelle figuriert die der Diagonale entsprechende Achterzeile. Achter und Fünfer bilden jetzt abermals einen Dachstuhl, der mit einem Öffnungswinkel von $^1/_2 . 120 = 60$ Grad zu spielen beginnt. Der längere Sparren liegt aber nun auf der linken, statt auf der rechten Seite; demgemäß finden auch die entsprechenden Verschiebungen nach der entgegengesetzten Seite hin statt. Der Öffnungswinkel steigt wiederum allmählich auf 120 Grad und der Eintritt dieses Maximums ist in gleicher Weise wie das erste Mal mit der Herstellung einer neuen Berührungslinie verknüpft. Diesmal ist es die Dreizehnerzeile, der die Mediane zwischen der Fünfer- und Achterreihe entspricht. Im gleichen Moment hört der Kontakt zwischen den Organen der Fünferzeile auf: Achter und Dreizehner bilden den Dachstuhl. Das nächste Mal kommt die Einundzwanzigerzeile, dann die 34er, die 55er usw. zur Wirkung. Die Parastichen, welche sukzessive und natürlich immer paarweise die beiden Sparren des Dachstuhls darstellen, entsprechen also der bekannten Reihe:

1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89, 144, 233 usw.

So oft in dieser Reihe eine Ziffer außer Betracht fällt, weil die betreffenden Organe sich nicht mehr berühren, tritt die zweitfolgende an deren Stelle, und die nächstfolgende bezeichnet im neuen Dachstuhl den längeren Sparren, während sie vorher dem kürzeren entsprach; wenn z. B. 34 wegfällt, bilden 55er und 89er den neuen Dachstuhl. Infolge dieser wechselnden Kombinationen pendelt also die Spitze des Dachstuhls von rechts nach links und zurück. Ich habe dies durch die Zickzacklinie (Fig. 34) veranschaulicht, deren Stücke nach unten immer kleiner werden und sich zugleich immer mehr der Lotrechten nähern. Diese Zickzacklinie führt schließlich zu dem Grenzwert $137^0 30' 28''$. Mit anderen Worten: Die Schwingungen nehmen von Stufe zu Stufe ab, weil die Spitze des wirksamen Dachstuhls bei fortschreitendem Wechsel der Kontaktlinien um einen immer kleineren Bruchteil der ursprünglichen Amplitude verschoben wird. Diese Form der Zickzacklinie, so wie sie in der Figur dargestellt ist, bezieht sich indes nur auf das Modell; denn in der Natur findet ein Zusammenrücken der Organe in der Längsrichtung nicht statt.

Als Beispiel, wie die Eckpunkte der Zickzacklinie berechnet werden, führe ich folgenden Fall an, wo die Organe der Zweier-, Dreier- und Fünferzeilen im Kontakt stehen (Fig. 35). Zuerst ist zu berücksichtigen, daß die Dreiecke A B C und A C D einander gleich sind. Der Winkel bei C ist ein rechter. Die Stücke 0—7, 7—14, 14—21 sind die Diagonalen von Parallelogrammen, deren längere Seiten dem doppelten, deren kürzere dem einfachen Abstand der Organe gleich sind, welchen letzteren wir als Einheit betrachten. Jedes der genannten Stücke bildet also eine Kathete eines rechtwinkeligen Dreiecks, deren Länge nach dem Pythagoräischen Lehrsatz $= \sqrt{2^2 - 1^2} = \sqrt{3}$ beträgt. Da nun A C aus

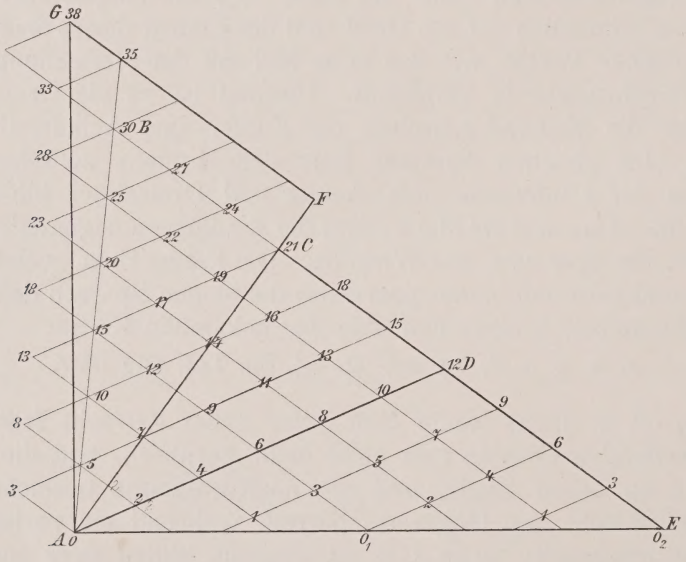


Fig. 35.

3 solchen Stücken besteht, so ist diese den genannten Dreiecken gemeinsame Seite gegeben durch $3\sqrt{3}$. Im Dreieck A C E verhält sich demnach die längere Kathete zur kürzeren wie $7 : 3\sqrt{3}$. Es ist ferner $AF = 3^{1/2}\sqrt{3}$ und $FG = 4^{1/2}$. Für das Verhältnis der Katheten im Dreieck A F G ergibt sich also: $3^{1/2}\sqrt{3} : 4^{1/2} = 7\sqrt{3} : 9$, welcher letztere Wert durch Multiplikation mit $\sqrt{3}$ die Form $7 : 3\sqrt{3}$ erhält. Das Verhältnis der Katheten in den Dreiecken A C E und A F G ist also dasselbe; die beiden Dreiecke sind demnach ähnlich. Die Winkel F A G und E A C ergänzen sich also zu einem rechten; der Punkt G, welcher der Blattnummer 38 entspricht, steht senkrecht über A, dem Nullpunkt des Spiralsystems.

Es fragt sich jetzt noch, wieviel Umläufe die Grundspirale beschreibt, um vom Nullpunkt aus Blatt 38 zu erreichen. Wir verfolgen zunächst die Fünferzeile von 0 bis 35. Hier bildet die Grundspirale von einem Organ bis zum nächstfolgenden, also von 0 bis 5, von 5 bis 10 etc. je 2 Umläufe, im ganzen also $7 \times 2 = 14$ Umläufe. Dazu kommt von Blatt 35 bis 38 noch ein Umlauf auf der Dreierzeile. Zusammen folglich 15 Umläufe. Die Divergenz ist also $15/38 = 142^0 6'$.

Damit ist der Eckpunkt der Zickzacklinie, welcher dem Kontakt auf den 2er, 3er und 5er Zeilen entspricht, genau bestimmt. In gleicher Weise wurde die Rechnung auch für die übrigen Eckpunkte ausgeführt.

Neben der Zickzacklinie, welche die bei den Dachstuhlverschiebungen vorkommenden Maximal- und Minimaldivergenzen veranschaulicht, verdient noch eine andere Kurve Beachtung, welche die sukzessiven Divergenzen bei rechtwinkeliger Kreuzung der jeweiligen Kontaktlinien miteinander verbindet.

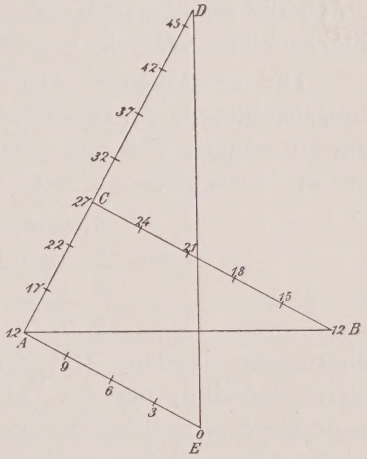


Fig. 36.

Die Berechnung dieser Divergenzen stützt sich auf folgende Erwägungen. In dem rechtwinkeligen Dreieck A B C (Fig. 36) stellen die beiden Katheten A C und B C die Dachstuhlsparren vor, deren Fußpunkte den Blattnummern 12, 12 auf der abgerollten Zylinderfläche entsprechen. Ziehen wir jetzt durch den Nullpunkt des Spiralsystems (E) eine Lotrechte und verlängern sie nach oben, bis sie die Fortsetzung der Kathete A C in D schneidet, ferner eine Linie vom Nullpunkt nach A, so erhalten wir wieder ein rechtwinkeliges Dreieck A E D, welches dem Dachstuhldreieck ähnlich ist, weil die entsprechenden Seiten senkrecht aufeinander stehen. Man hat also

$$BC : AC = AD : AE,$$

woraus

$$AD = \frac{BC \cdot AE}{AC}.$$

Wählen wir den Abstand der Blattnummern auf den Kontaktzeilen wieder als Einheit, so ist $BC = 5$ solcher Einheiten, $AC = 3$

und $AE = 4$. Für AD ergibt sich also eine Länge von $\frac{5 \cdot 4}{3} = \frac{20}{3}$, und da die Blattnummern auf dieser Linie pro Einheit um 5 steigen, so berechnet sich die mit dem Punkt D zusammenfallende Nummer auf $12 + \frac{20}{3} \cdot 5 = 45^1/_3$.

Für die Zahl der Umläufe auf der Grundspirale kommen zunächst 4 auf der Dreierzeile (von 0 bis 12) in Betracht, sodann $13^1/_3$ auf der Fünferzeile (von 12 bis $45^1/_3$, zusammen also $4 + 13^1/_3 = 17^1/_3$ Umläufe. Die Divergenz ist hiernach $= \frac{17^1/_3}{45^1/_3} = \frac{52}{136} = \frac{13}{34}$.

In unserer Figur 34 sind die so berechneten Divergenzen durch die punktierte Kurve, welche zwischen den Eckpunkten der Zickzacklinie verläuft, graphisch angedeutet.

Die vorstehenden Darlegungen beziehen sich durchweg auf Spiralstellungen der Hauptreihe. Es bedarf aber nur weniger Worte, um zu zeigen, daß die erhaltenen Resultate sich im Prinzip auch auf die verschiedenen Nebenreihen, z. B. die folgenden

1, 3, 4, 7, 11, 18, 29 . . .
1, 4, 5, 9, 14, 23, 37 . . .
2, 5, 7, 12, 19, 31, 50 . . .
3, 7, 10, 17, 27, 44, 71 . . .

übertragen lassen. Das Problem der Dachstuhlverschiebungen bleibt dasselbe; nur die Zahlenverhältnisse in bezug auf die koordinierten Sparrenlängen sind verändert, aber durch die Glieder der vorliegenden Reihe arithmetisch bestimmt. Stellen z. B. in der Reihe 1, 3, 4, 7 . . . die 4er und 7er den Dachstuhl dar, so bewirkt der longitudinale Druck eine allmähliche Vergrößerung des Winkels, den die beiden Sparren miteinander bilden, bis der Maximalwert von 120^0 erreicht ist; dann findet Kontaktwechsel statt: die 4er Zeilen treten außer Spiel und die 11er bilden nunmehr mit den 7er Zeilen den wirksamen Dachstuhl. Beim nächstfolgenden Wechsel kommen die 18er an die Reihe, beim zweitfolgenden die 29er usf. Das Vorrücken der Kontaktzeilen geschieht also nach denselben Regeln wie in der Hauptreihe. Auch die Divergenzen, welche im Laufe der Verschiebungen zustandekommen, lassen sich in gleicher Weise berechnen wie für die oben erwähnten Beispiele.

Im vorhergehenden haben wir vorausgesetzt, daß der Durchmesser der seitlichen Organe konstant und nur der Umfang des Mutterorgans variabel sei. Diese Voraussetzung ist nun in der

Natur nicht verwirklicht; die Organe wachsen so stark, daß der gegenseitige Abstand auch in der Längsrichtung allmählich zunimmt. Während der Dachstuhlwinkel infolge des Dickenwachstums sich vergrößert, bis er den Grenzwert von 120 Grad erreicht hat, verlängern sich gleichzeitig die zwei Sparren und heben den Scheitel in die Höhe. Es tritt in Wirklichkeit eine Emporhebung und nicht eine Senkung des Giebels ein, wie wir sie an den Modellen beobachtet haben. Die Frage ist nun, inwieweit dieser Umstand auf die Bewegung der Organe Einfluß hat, und wie sich die veränderten Verschiebungsvorgänge abspielen.

Es ist zunächst klar, daß Organe, deren Höhenlage über dem Nullpunkt konstant bleibt, infolge der Dachstuhlverschiebungen in horizontaler Richtung nach rechts und links schwingen und schließlich in einer den gegebenen Kontaktverhältnissen entsprechenden Stellung verharren.

Nimmt dagegen der Abstand vom Nullpunkt während der Verschiebungen zu, so bewegen sich die Organe in einer Zickzacklinie, welche nach oben verläuft und in dieser Richtung sich dem Grenzwert der Divergenzen nähert.

Verschiebung elliptischer Organe.

Wir wollen nun voraussetzen, daß die Organe zwar starr und unveränderlich sind wie bisher, jedoch nicht mehr kreisrund, sondern elliptisch. Der Übergang von der Kreisform zur Ellipse soll nach und nach vor sich gehen, indem der vertikale Durchmesser allmählich geringer wird, während der horizontale konstant bleibt. Die Winkel der Zickzacklinie werden alsdann zwar spitzer, aber die Eckpunkte ergeben doch dieselbe Divergenz, und der Übergang vom Kreis zur Ellipse verursacht demnach keine seitlichen Verschiebungen.

Dieser Übergang läßt sich übrigens leicht anschaulich machen durch eine quadratische Glasplatte, auf welche eine gewisse Anzahl Kreise von schwarzem Papier geklebt sind, so daß auch von diesen ein Quadrat gebildet wird. Man läßt nun paralleles Licht (am besten Sonnenlicht) auf die Glasplatte fallen und fängt den Schatten auf einem Blatt Papier auf. Bei langsamer Neigung der Glasplatte kann man leicht den allmählichen Übergang der Kreise in Ellipsen von verschiedener Exzentrizität beobachten. Eine durch das einfallende Licht gelegte Ebene muß dabei in bezug auf rechts und links immer senkrecht auf der Platte stehen. Dann bleiben die Spitzen der Zickzacklinie in der Lotrechten.

Die mathematische Ellipsenform kommt freilich bei keiner Pflanze vor; die Regel gilt aber auch von Blattanlagen von beliebiger ovaler Form, sofern sie quer oder längs orientiert sind. Werden die Organe in der Längsrichtung zusammengeschoben, so nähern sich ihre Divergenzen unter zickzackförmiger Bewegung dem Grenzwert, während sie sich davon entfernen, wenn sie in longitudinaler Richtung auseinander gezogen werden.

Wenn also die seitlichen Organe kreisförmige, quer- oder längsgestellte elliptische oder ovale Figuren sind, so gilt, wenn nur die Form konstant ist, in jedem Falle das soeben genannte Gesetz. Stehen aber die Figuren schief, so finden allerdings kleine Abweichungen statt, die in unseren Berechnungen nicht berücksichtigt sind. Schief gestellte Ellipsen sind jedoch sehr selten vorhanden.

Die Gestaltveränderungen der Organe im Verlauf ihrer Entwickelung.

Nur wenige Organe behalten während ihrer ganzen Entwickelung ihre ursprüngliche Form; die meisten zeigen bedeutende Veränderungen, die bald von inneren morphologischen, bald von rein mechanischen Faktoren bedingt werden. Selbstverständlich treten hierbei auch Veränderungen in den Dachstuhlsparren ein. Ihr Zusammenwirken wird ein ganz anderes; die Berechnungen werden weit komplizierter. Die plastischen Organe weisen in drei Richtungen dauernden Kontakt auf; sie platten sich durch gegenseitigen Druck ab. Trotz dieser großen Unterschiede, die allerdings bestehen, ist doch eine Übereinstimmung insofern vorhanden, als schließlich im Spiel der Dachstuhlverschiebungen derselbe Grenzwert erreicht wird.

Daß auch der Dachstuhl mit drei Sparren zu Divergenzänderungen führt, welche bei vorwiegendem Dickenwachstum sich als Annäherung an den Grenzwert erweisen, läßt sich bei manchen Objekten, am besten aber wohl bei Helianthus annuus leicht konstatieren. Ich habe mich hierbei der statistischen Methode bedient, die allerdings nicht die Sicherheit gewährt, die man in dieser wichtigen Frage wünschen möchte. Es war aber doch möglich festzustellen, daß im Laufe des Wachstums Kontaktwechsel stattfindet, und daß die Divergenz sich dem Grenzwert oft bis auf eine Minute, zuweilen sogar bis auf eine Sekunde nähert, was bei jungen Köpfen nicht vorkommt.

Übrigens hat diese Frage in neuerer Zeit durch Leisering, welcher photographische Bilder von Helianthus-Köpfen in verschie-

denen Entwickelungsstadien herstellte, eine wichtige Förderung erfahren. Es gelang ihm, die in Rede stehende Divergenzänderung durch Vergleichung der sukzessiven Aufnahmen eines bestimmten Kopfes direkt nachzuweisen (vergl. Fig. 37—38).

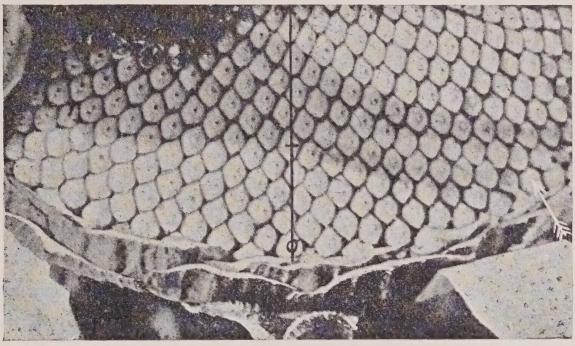


Fig. 37.

Fig. 37 und 38 stellen zwei Autotypien (nach Leiserings Photographien) von demselben Helianthuskopf dar. Fig. 37 wurde am 14. 8. aufgenommen; damals stand das Organ 521 (in der Fig. mit

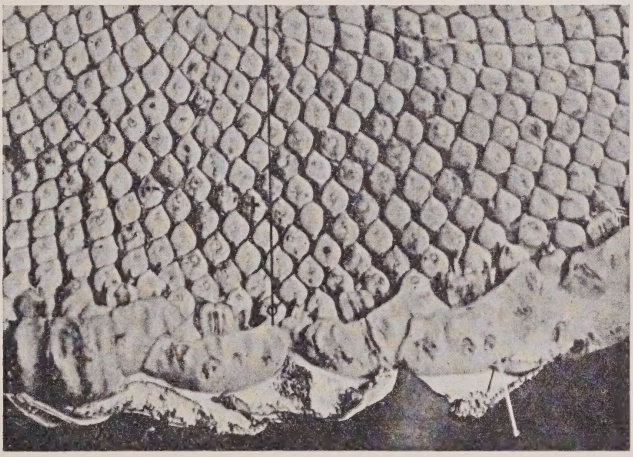


Fig. 38.

+ bezeichnet) über 0; die Divergenz betrug $\frac{199}{521} = 137^0\ 30'\ 18''$.

Das Stadium Fig. 38 wurde dagegen am 25. 9. photographiert, „es ließ sich mit absoluter Sicherheit bestimmen", daß über 0 nun das Organ 610 stand, welches in der entsprechenden 89er Zeile

auf 521 folgt, während dieses selbst (in der Figur mit + bezeichnet) nach der Seite verschoben war. Die Divergenz betrug hier $\frac{233}{610}$ $= 137^0\ 30'\ 29''$.

Es hat also eine Vergrößerung der Divergenz um etwa 11" stattgefunden.

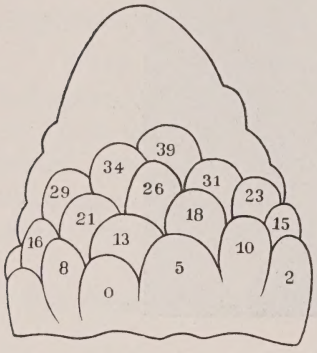


Fig. 39.

In beiden Figuren verlaufen linksschief nach botanischer Bezeichnungsweise die 89er Zeilen und rechtsschief die 144er.

Andererseits kann man sich ebenso leicht überzeugen, daß bei der Streckung der Koniferenknospen im Frühjahr die entgegengesetzte Bewegung eintritt. Im Knospenstadium stehen die neuen Blattanlagen gedrängt; die Divergenz beträgt $^{13}/_{34}$ bis $^{21}/_{55}$. Die ausgewachsenen jungen Triebe dagegen zeigen stets Divergenzen mit kleineren Ziffern, gewöhnlich $^5/_{13}$. Die Abweichung vom Grenzwert ist also größer als in der Knospe.

Als Beispiel führe ich die zwei beigefügten Abbildungen von Abies Pinsapo an.

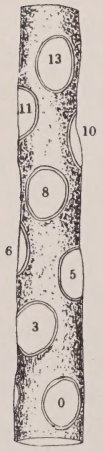


Fig. 40.

In Fig. 39 sind Blattanlagen am Sproßscheitel (September) in rechtsläufiger Spirale mit der Divergenz $^{13}/_{34}$ $= 137^0\ 39'$ abgebildet; Figur 40 zeigt die Blattnarben am zugehörigen Trieb unterhalb der Spitze nach $^5/_{13} = 138^0\ 28'$, gleichfalls in rechtsläufiger Spirale.

Fig. 41 und 42. Dieselben Teile eines Helianthuskopfes, zu verschiedenen Zeiten von Leisering aufgenommen. Die gleichen Organe sind in beiden Abbildungen mit + bezeichnet.

Fig. 41 wurde am 12. 8. photographiert, Fig. 42 dagegen am 26. 9.

In beiden Figuren verlaufen rechtsschief die 89er Zeilen und linksschief die 144er.

Im Dachstuhl mit drei Sparren verhält es sich im wesentlichen wie in einem mit zwei: es findet derselbe Wechsel von Sparren statt; doch ist durch die dauernde Mitwirkung eines dritten Sparrens im allgemeinen eine Verkleinerung der Oszillations-

weite bedingt, und die Zickzacklinie wird zu einer ziemlich gleichmäßig gekrümmten oder schwach geschlängelten Kurve, die sich asymptotisch der Ordinate des Grenzwertes nähert. Da indes die Lösung des Problems nicht ohne Heranziehung der Differentialrechnung möglich ist, so verweise ich bezüglich des näheren auf meine Originalabhandlung.

Die Abplattung der Organe durch ihren gegenseitigen Druck ist oft ganz erheblich, so daß z. B. bei den Zapfen von Pinus und Cupressus, bei dem Fruchtstand der Ananas etc. die rundlichen Querschnittsformen der Anlagen schon frühzeitig in scharf ausgeprägte Polygone übergehen, die sich ohne alle Zwischenräume aneinander anschließen.

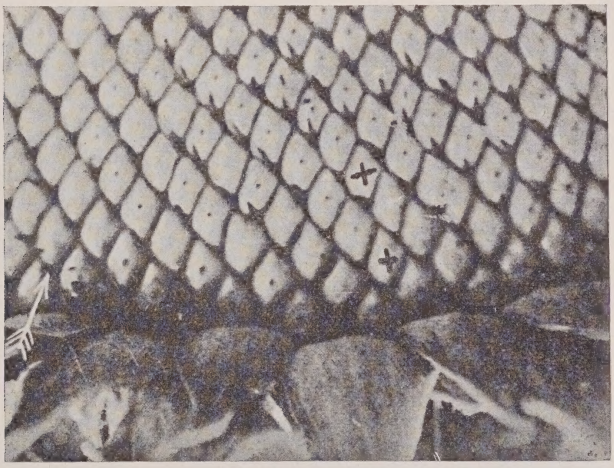


Fig. 41.

Ein Beispiel von Verschiebungen, wie sie beispielsweise bei Helianthus vorkommen, ist in den Figuren 41 und 42 veranschaulicht, auf die ich hiermit verweise; in 41 sind die mit + bezeichneten Organe noch nicht in Kontakt miteinander, während in 42 die Annäherung in radialer Richtung bis zur Berührung der scharfen Kanten deutlich zu beobachten ist.

Kleinerwerden der Organe.

Alle Verschiebungen, die wir bis jetzt kennen gelernt haben, waren durch einen longitudinalen Zug oder Druck verursacht. Die Größe der Organe blieb unverändert. Das Verhältnis zwischen Organ und Umfang des Organsystems ändert sich hierbei nach ganz bestimmten Regeln.

Ganz analoge Divergenzänderungen müssen auch eintreten, wenn das Organsystem seinen Umfang beibehält, die einzelnen Organe aber allmählich kleiner werden. Dies kann geschehen durch sukzessives Kleinerwerden der Seitenorgane bei gleichbleibendem Stammumfang, so wie dies der Fall ist beim Übergang von der Laubblatt- zur Hochblatt- und zur Blütenregion. In der Blüte selbst folgen nach Kelch- und Kronblätter oft kleinere Staubblätter.

Das Verhältnis zwischen dem Umfang des Systems und dem Durchmesser der einzelnen Organe kann durch einen Bruch $\frac{\text{Organ}}{\text{Umfang}}$ ausgedrückt werden.

Bei den Dachstuhlverschiebungen wird der Nenner dieses Bruches immer größer, während der Zähler konstant ist, bei dem

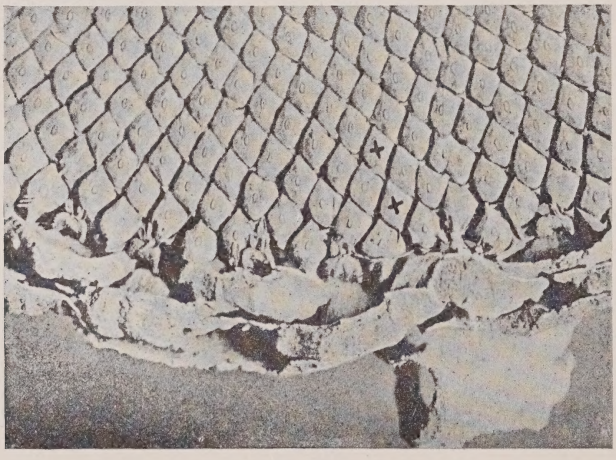


Fig. 42.

Kleinerwerden der Organe ist der Umfang konstant, während das einzelne Organ kleiner wird.

Fig. 43 veranschaulicht die Wirkung des allmählichen Kleinerwerdens für kreisförmige Organe. In dem unteren Teil bei **A** sind Dreier- und Fünferzeilen in Kontakt und schneiden sich rechtwinkelig, ebenso bei **B** die Fünfer- und Achter-Parastichen, während bei **C** die Achter- und Dreizehner Kontaktlinien sind; bei L und B sind Übergangsstadien, wo die Organe in drei Richtungen in Kontakt sind. Wir sehen hier, wie genau dieselben Stellungen und Divergenzen zustande kommen, die wir oben bei den Dachstuhlverschiebungen beobachtet haben. Je

langsamer das Kleinerwerden vor sich geht, desto deutlicher können alle Übergangsstadien wahrgenommen werden.

Wenn dagegen die Größenabnahme der Organe sehr schnell vor sich geht, wie z. B. bei Helianthusköpfen, so kommen Gruppierungen zum Vorschein, die eine nähere Besprechung verdienen. Schon nach dem Grad des Kleinerwerdens müssen wir von einer ersten, zweiten und dritten Übergangsfigur sprechen; in allen werden die neu hinzukommenden Organe so klein angelegt, daß sie die Lücken zwischen den bereits vorhandenen Organen nicht auszufüllen vermögen, sondern es müssen, wie in unserer Figur 44, zu diesem Zwecke zwei oder drei Organe gebildet werden, um den Raum zu decken. Hierfür bieten namentlich die Zonen der Kompositenköpfe, wo die ersten Blüten auf die Hüllblätter folgen, instruktive Beispiele.

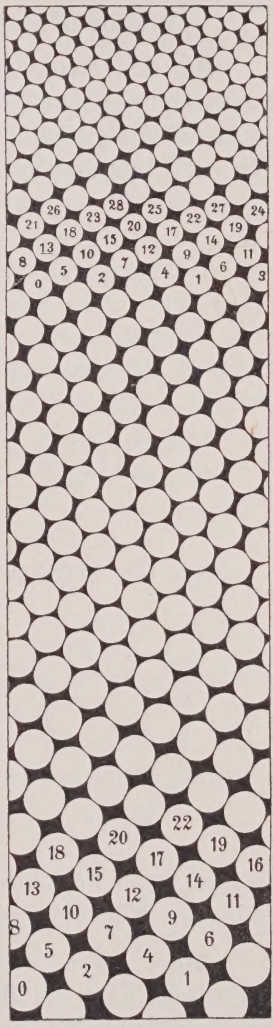


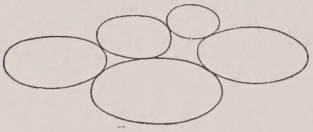
Fig. 43.

Als Beispiel führe ich Helianthus annuus an. An jungen endständigen Köpfen von ca. 3 mm Durchmesser wurden die Hüllblätter unmittelbar über dem Niveau der Randblüten quer abgeschnitten. Das Bild der so erhaltenen Querschnittsfläche nebst den angrenzenden Blüten konnte alsdann mittelst der Camera lucida leicht aufgenommen werden. In Fig. 45 ist eine solche Aufnahme dargestellt. Man sieht, wie die Schrägzeilen der Hüllblätter nach oben sich verjüngen, weil die einzelnen Organe immer kleiner werden. Die Fünfer- und die Achterzeilen, welche unten als Kontaktlinien figurieren, zeigen nach oben da und dort Unterbrechungen, während die Organe der 13er und 21er Zeilen durchgehends in unmittelbare Berührung treten. Aber erst mit dem Auftreten der ersten Blüten kommen die in höherem Grade wirksamen Übergangsfiguren in verschiedenen Kombinationen zur Geltung. So sehen wir z. B. in unserer Figur oberhalb der mit 22,14 und 19 bezeich-

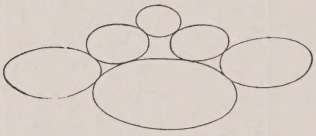
neten Hüllblätter die zweite Übergangsfigur, oberhalb 30 dagegen die viel seltener vorkommende dritte in Anwendung gebracht. Die Koordinationszahlen der ungefähr rechtwinkeligen Kontaktlinien sind in beiden Fällen auf 34 und 55 gesteigert.

Wechsel zwischen Spiral- und Quirlstellungen.

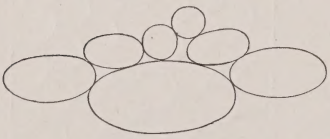
Bei den Aroideen findet ein Übergang von einem System zu einem anderen statt, indem der Querdurchmesser der Blüten nicht in gleichem Verhältnis abnimmt wie der Umfang der nach oben sich verjüngenden Sproßachse; folglich müssen Stellungsänderungen eintreten. In beigefügter Figur 46 ist nach Beobachtungen an Aroideenkolben ein solcher Fall geometrisch konstruiert. Der untere Teil zeigt fünfgliederige Quirle, der obere Spiralstellung nach $^2/_9$. Die Fünferzeilen sind hier genau 45^0 geneigt und haben durchgehends gleiche Breite. In der unteren oder Quirlregion befinden sich Querreihen mit je 5 Organen, also Quirle, in den oberen Spiralwindungen mit je $4^1/_2$ Organen auf den Umlauf; die Organe sind also im Verhältnis von 9 zu 10 größer geworden. Gehen wir noch weiter nach oben, so begegnen wir nacheinander 4-gliedrigen Quirlen, $^2/_7$ Spiralen, 3-gliedrigen Quirlen usw.



Erste Übergangsfigur.



Zweite Übergangsfigur.



Dritte Übergangsfigur.

Fig. 44.

Ein derartiger Wechsel zwischen Quirl- und Spiralstellungen scheint dadurch begünstigt zu werden, daß die Organe nicht kreisförmig oder rundlich sind, sondern wie im vorliegenden Fall eine eckige Form haben.

Außer den Stellungsänderungen innerhalb der gegebenen Reihe und dem bei Aroideen so häufigen Wechsel zwischen alternierenden Quirlen und Spiralstellungen nach $^2/_5$, $^2/_7$, $^2/_9$, $^2/_{11}$ etc. kommen aber auch Übergänge von der dekussierten Blattstellung in die Spiralstellungen der Hauptreihe keineswegs selten vor. Bei den meisten Keimpflanzen der Dikotylen bildet das Stämmchen bekanntlich zunächst 2 gegenständige Samenlappen, an die sich ein damit gekreuztes Blattpaar anschließt. Oft kommen noch weitere Blattpaare in regelmäßiger Dekussation hinzu; dann aber folgt

häufig Spiralstellung mit Divergenzen der Hauptreihe. Der Übergang wird dadurch herbeigeführt, daß die Blätter eines Paares nicht mehr genau opponiert und oft auch in ungleicher Höhe inseriert sind. Ein Beispiel eines solchen Überganges ist in Fig. 47 (Zinnia elegans) veranschaulicht. Die Blätter des untersten Paares sind hier noch genau opponiert.

Neben diesem Wechsel regelmäßiger Stellungen kommen aber auch häufig Änderungen vor, welche dadurch verursacht werden, daß einzelne Schrägzeilen plötzlich zurückbleiben (Avortement de spires secondaires nach Bravais). So kann z. B. von den 5er und 8er Zeilen der Hauptreihe eine 5er Zeile verschwinden; dann besteht das System noch aus 4ern und 8ern, d. h. aus 4zähligen Quirlen. Bleibt sodann noch eine der 8er Zeilen zurück, so bleiben 4er und 7er übrig, welche zur Nebenreihe 1, 3, 4, 7, 11 . . . gehören usw.

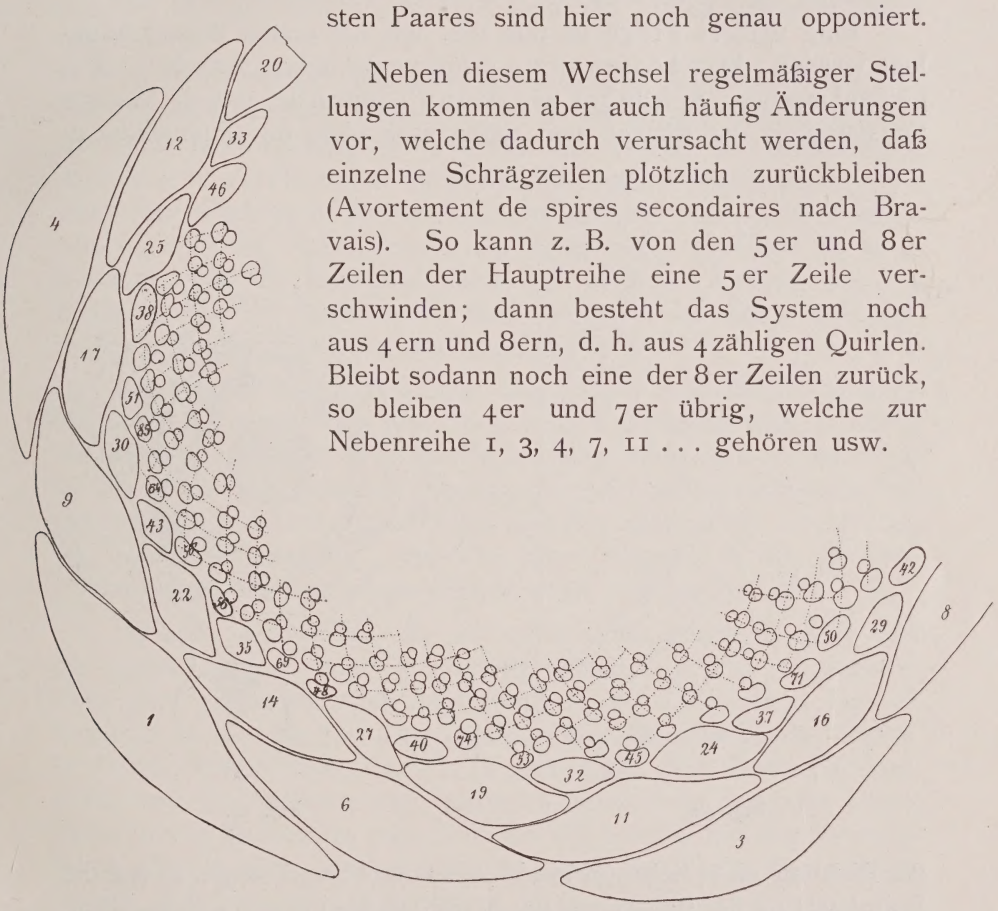


Fig. 45.

Derartige Änderungen, die eigentlich als Störungen zu betrachten sind, kommen im oberen Teil kegelförmiger Blütenstände und gegen die Mitte der Kompositenköpfe immer vor und steigern sich oft bis zur vollständigen Regellosigkeit.

Bei dieser Gelegenheit bemerke ich noch, daß im Leben der Pflanze die Dachstuhlverschiebungen nur einen kleinen Ausschlag geben, indem auch bei Helianthus wohl nur etwa zwei Kontaktwechsel

stattfinden. Das Kleinerwerden der Organe spielt dagegen eine weit größere Rolle in bezug auf das Vorrücken der Kontaktzeilen und die dadurch bedingten Stellungsänderungen.

Anlegung neuer Organe im Anschluß an vorhandene.

Eine weitere Frage ist nun die, wie die ersten Blätter angelegt werden. Hier können sich a priori verschiedene Anschauungen geltend machen. Schimper und Braun nahmen an, daß die Wachstumstätigkeit der Pflanze von unten nach oben im allgemeinen in

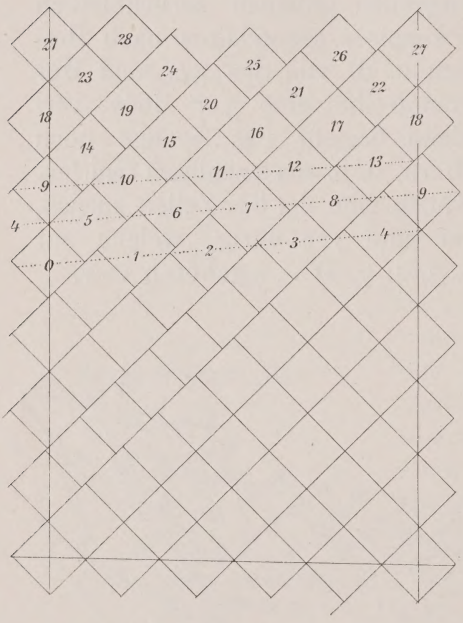


Fig. 46.

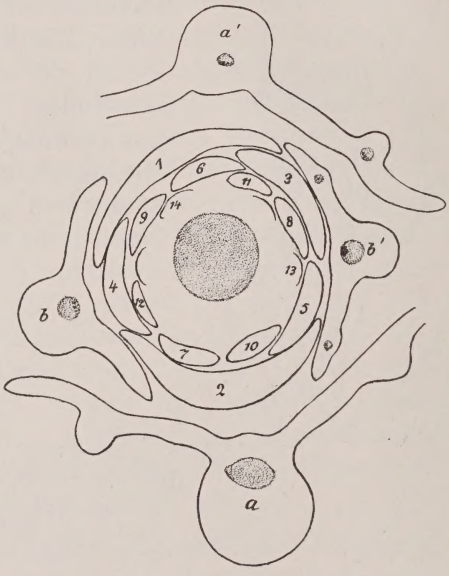


Fig. 47.

der Richtung einer Schraubenlinie am Stengel emporsteige, so daß die Spiralstellung der Blätter nur ein Ausdruck des inneren Lebens wäre. Eingehend behandeln sie auch die heute hinfällige Frage, ob die Blätter auf dem längeren oder dem kürzeren Weg angelegt werden, und kommen zu dem Resultate, „daß der lange Weg dem wirklichen Gang der Blattstellung entspricht, was sich auch aus der allgemeinen Einsicht in den Gang des Pflanzenlebens begreifen läßt. Nur sehr wenige Pflanzen (Restiaceae, Musa, Canna) machen eine merkwürdige Ausnahme und folgen dem kurzen Wege". (Flora 1835 pag. 152.) Die Spiralstellung mit den gegebenen Divergenzen war diesen Autoren zufolge der Ausdruck ewiger Ideen, und zugleich wurden

alle Stellungsverhältnisse auf ein Prinzip zurückgeführt. Dieses Prinzip beruhte auf der Annahme, daß das Wachstum am Stengel in der Richtung einer Schraubenlinie emporsteige; die Bildung von Blättern war eine lokale Steigerung dieses spiraligen Wachstums. Auf diese Grundanschauung, die uns an die Zeiten einer phantastischen Naturphilosophie erinnert, kann ich jedoch hier nicht näher eingehen.

In den vierziger Jahren erschien ferner ein kleines Büchlein von Naumann, nach welchem „die in der Regel vertikal aufwärts strebende Entwickelung der Pflanzen die Gesetze der Blattstellung wohl eher in Vertikallinien als in Schraubenlinien begründen dürfte." Nach ihm erscheinen demnach die Orthostichen als die genetischen Linien, und die verschiedenen Spiralstellungen kommen dadurch zustande, daß die Insertionspunkte der seitlichen Organe auf den benachbarten Vertikalen mehr oder weniger, aber stets in gesetzmäßiger Weise gegeneinander verschoben sind.

An jungen Scheiteln können wir jedoch beobachten, daß die neuen Anlagen nicht an bestimmte Linien gebunden sind, sondern an beliebigen Punkten der Oberfläche, aber allerdings im Anschluß an die schon vorhandenen angelegt werden. Schon Hofmeister hat mit Nachdruck darauf hingewiesen, daß dies mechanisch zu erklären sei, indem er annahm, daß die neuen Organe in den größten Lücken zwischen den schon vorhandenen angelegt würden.

In allen den Fällen, die ich untersuchte, zeigte es sich, daß die neuen Organe immer so angelegt werden, daß sie mindestens zwei der vorhergehenden berühren. Dieser Kontakt findet jedoch in der Regel nur statt in der Richtung der Parastichen, nicht aber der Orthostichen. Aus diesen Gründen kann man die Sachlage nur beurteilen, wenn man deutliche Oberflächenbilder beobachtet oder Schnitte, die parallel mit den Kontaktlinien geführt sind. Einige Autoren haben sich dadurch irreführen lassen, daß sie nur Längsschnitte, z. B. von Elodea betrachteten, die allerdings auf den Orthostichen keinen Kontakt zeigen. Sie behaupteten daraufhin, daß ein Kontakt zwischen den jüngsten Anlagen gar nicht bestehe, woraus weiter gefolgert wurde, daß die zustandekommenden Stellungsverhältnisse durch innere Ursachen und nicht durch den Anchluß der neu hinzukommenden Organe an die vorhergehenden bedingt seien.

Bei den zwei- und dreikantigen Kakteen und zum Teil auch bei den mehrkantigen Formen sind dagegen die Orthostichen zugleich die Kontaktlinien; dagegen fehlt die seitliche Berührung der

jungen Blattanlagen. Die von mir für dreikantige Kakteen ausgesprochene Vermutung, daß in diesem Falle die Rippenbildung einen bestimmenden Einfluß auf die Vorgänge am Scheitel ausübt, hat mein Schüler Weisse als im allgemeinen für die kantigen Formen gültig nachgewiesen. Weiter hat Weisse gezeigt, daß, wenn an sonst kantigen Formen die Kantenbildung vollständig unterdrückt wird, wie dies durch Verfinsterung zu erzielen ist, aber auch im natürlichen Verlaufe der Entwickelung häufig am Grunde von Achseltrieben und Sämlingsachsen, sowie besonders in der Blütenregion zu beobachten ist, sich im allgemeinen auch die Blattstellung ändert, da sie dann nur von den Kontaktverhältnissen abhängig ist. Im Falle einer spiraligen Blattanordnung nähert sich die Divergenz alsdann dem Grenzwert der betreffenden Reihe.

Blattbildung und Scheitelzelle.

Nägeli behauptete bekanntlich, daß bei den höheren Kryptogamen die Blattstellung von den Teilungsvorgängen in der Scheitelzelle abhängig sei. In gleichem Sinne äußerte sich auch Hofmeister. Bei den Moosen geht ja allerdings aus jedem Segment der dreiseitigen Scheitelzelle eine Blattanlage hervor; allein die ursprüngliche Divergenz wird nachträglich auch hier durch Druckwirkungen verändert. Bei den Gefäßkryptogamen sind jedoch alle früheren Behauptungen in dieser Richtung unbegründet. Es besteht zwischen Segmentspirale und der Blattspirale in Wirklichkeit kein Abhängigkeitsverhältnis.

Untersucht man eine größere Anzahl von Farnstämmen mit spiraliger Blattstellung und dreiseitiger Scheitelzelle, so kann man sich überzeugen, daß die Spirale, in der die Segmente aufeinander folgen, keineswegs immer homodrom zur Blattspirale, sondern öfter antidrom verläuft. Die Blattspirale kann z. B. rechtswendig, die Segmentspirale linkswendig sein, oder umgekehrt. Ich glaube annehmen zu dürfen, daß die Gegenläufigkeit ungefähr ebenso häufig vorkommt wie die Gleichläufigkeit. Ich verweise auf die Scheitelansicht von Struthiopteris germanica; die Scheitelzelle ist hier zweischneidig, die Blattstellung aber spiralig mit Divergenzen nach der Hauptreihe. Es finden sich auch Beispiele, wo die Segmentierung einer dreiseitigen Scheitelzelle linksläufig ist, während die Blatthöcker in rechtsläufiger Spirale auftreten. Auch bei den Equiseten ist die Abhängigkeit der Blattstellung von der Segmentierung der Scheitelzelle, wie sie von Reess angenommen wurde, nicht nachzuweisen. Hier kommt es sogar vor, daß bei der Bildung einer Blattanlage zwei Segmente beteiligt sind.

Aus allen Untersuchungen geht hervor, daß die Scheitelzelle überhaupt nicht die Blattstellung beherrscht, sondern daß diese von den älteren und bereits entwickelten Blattanlagen bestimmt wird.

Sprungweise Größenabnahme der Organe.

Alle die Stellungsveränderungen, die wir im vorhergehenden betrachtet haben, beruhten entweder auf einer ganz allmählichen Größenabnahme der Organe, d. h. auf kleinen Dimensionsänderungen, die gleichmäßig abgestuft waren, oder aber auf einem rascheren Kleinerwerden, wobei besondere Übergangsfiguren entstanden, welche aber immer noch gesetzmäßige Stellungsänderungen, d. h. ein Vorrücken in der gegebenen Reihe herbeiführten.

Nun finden sich aber auch Fälle, wo auf große Organe auf einmal viel kleinere folgen. Ich erinnere nur an die kleinen Staubgefäße, die bei vielen Blüten auf die großen Kronblätter folgen, z. B. bei den Magnolien. Am ausgeprägtesten jedoch tritt uns die hier zu besprechende Erscheinung bei den Aroideen entgegen. Die Spatha ist hier meist schief inseriert, und zwar in der Art, daß die Insertionslinie nach den Rändern hin das tiefste und in der Mediane das höchste Niveau erreicht. Die Blüten, die sich in unmittelbarer Nähe der Insertionsstelle der Spatha befinden, nehmen oft völlig unregelmäßige Stellungen ein, aus denen erst nach und nach eine deutliche Spiralstellung hervorgeht.

Die Papaveraceen liefern ähnliche Beispiele. Auch hier finden wir Unregelmäßigkeiten, die auf Grund eines allzu schnellen Übergangs von großen zu kleinen Blattgebilden eintreten. Auf die großen Kelch- und Blumenblätter folgen die viel kleineren Staubgefäße, die anfangs unregelmäßig gestellt sind und erst später in Stellungen der Hauptreihe übergehen.

Verzweigung des Stammes.

Wir wollen nun die Verzweigungen des Stammes und die durch diese hervorgerufenen Stellungsänderungen betrachten. Die sogenannte Dichotomie bietet, merkwürdig genug, für eine mechanische Betrachtung der Blattstellungen manche Übereinstimmungen mit der Fasziation. Beide Veränderungen sind nämlich mit einer bedeutenden Vergrößerung der Stammoberfläche verbunden, welche bei der Dichotomie dadurch zustande kommt, daß der Stamm sich in zwei Zweige gabelt; bei der Fasziation tritt dies seltener ein.

Bei den Lykopodien, wo die Dichotomie sehr schön zu beobachten ist, schließt sich die Blattstellung der beiden Äste unmittelbar an die des ungeteilten Stammes an. Die Annahme, von der Cramer[1]) im Sinne der Spiraltheorie ausgeht, indem er meint, daß bei der Gabelung sich die Blattspirale nur an dem einen Ast fortsetzte, während der andere eine neue anlegte, ist daher unbegründet und die von ihm gewählte Numerierung der Blätter willkürlich.

Ist der Winkel, den die Gabelzweige miteinander bilden, ziemlich spitz, so daß die Innenflächen derselben zunächst der Basis sich unmittelbar berühren, so kann natürlich an dieser Stelle keine Blattbildung stattfinden. Es bilden sich alsdann Lücken, infolge deren die untersten Quirle der Gabeläste nach innen zu geöffnet oder die statt jener vorhandenen Spiralen unterbrochen erscheinen. Der Anschluß vollzieht sich jedoch so, wie es durch die Kontaktverhältnisse bedingt ist.

Auch die Blätter an den Verzweigungen verbänderter Stammorgane treten zunächst nach denselben Anschlußregeln hervor wie an normalen Sprossen. Doch führt die Verbänderung häufig zu ganz regellosen Stellungen.

Axillare Verzweigungen.

Weit häufiger sind axillare Verzweigungen, die wir bei Monokotylen, Dikotylen sowie bei Koniferen beobachten. Es ist klar, daß der Scheitel einer zwischen Muttersproß und Tragblatt eingekeilten Axillarknospe dem Einfluß des vorhandenen Druckes unterworfen ist, und zwar ist der Druck in lateraler Richtung geringer als in medianer. Es zeigt sich deshalb gewöhnlich, daß die ersten Blätter, die sogenannten Primordialblätter, bei einer Axillarknospe auf der rechten und linken Seite auftreten; denn nur da ist Platz. Auf der Rück- und Vorderseite verhindern Stamm- und Tragblatt durch ihren Druck, daß ein Blatt zur Ausbildung kommen kann. Erst das dritte Blatt kann mehr oder weniger mediane Stellung einnehmen; durch dieses dritte Blatt wird auch die Richtung der Spirale bestimmt, auf welcher die folgenden Blätter nun in gesetzmäßiger Weise angelegt werden.

Das dritte Blatt kann nun von der Innen- oder Außenseite der Axillarknospe ausgehen, was wieder davon abhängt, ob der Stamm oder das Tragblatt den stärksten Druck ausübt. Das erste ist der Fall, wenn die Knospe steil aufrecht steht und mit dem Stamm einen sehr spitzen Winkel bildet, während das Tragblatt vielleicht horizontal absteht; hier wird natürlich das dritte Blatt an

[1]) Nägeli und Cramer, Pflanzenphysiol. Unters., Heft 3.

der Außenseite entstehen, an der Innenseite dagegen, also zwischen Stamm und Knospe, wenn das Tragblatt derselben dicht anliegt. Es ist klar, daß, wenn eine Spiralstellung gebildet werden soll, das dritte Blatt (2) nicht mitten zwischen 0 und 1, sondern näher dem einen von ihnen liegen muß. Das kann auf verschiedene Weise erreicht werden: 1. dadurch, daß das Tragblatt nicht auf der durch die Axillarknospe und den Stamm gelegten Mediane steht, sondern eine seitliche Verschiebung zeigt, 2. durch eine schiefe Insertion des Tragblattes und 3. durch den ungleichen Druck, den bei spiraliger Stellung die Blattbasen der oberhalb des Tragblattes stehenden Blätter des Muttersprosses auf die Axillarknospe ausüben.

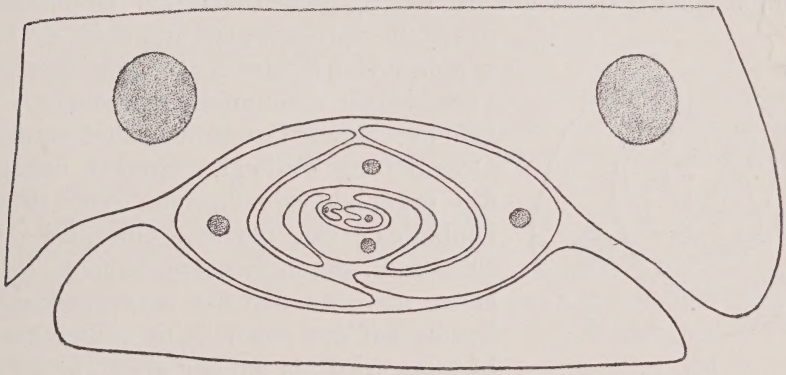


Fig. 48.

Selbst ganz nahe stehende Arten verhalten sich in der hier berührten Frage verschieden. Bei Sedum altissimum, Verbascum Lychnitis, Euphorbia palustris usw. ist das dritte Blatt am Axillarzweig dem Stamm zugewendet; nach außen steht es dagegen bei Prunus Padus, Ribes aureum usw.

Bei den Monokotylen und einigen Dikotylen tritt häufig ein adossiertes Vorblatt auf, d. h. ein erstes Blatt, welches dem Hauptstamm zugewendet ist. Der stengelumfassende Ringwall, aus welchem das Tragblatt entsteht, nimmt hier öfter Dimensionen an, bei denen für die Axillarknospe eine Verminderung des Druckes in transversaler Richtung von vornherein zweifelhaft wird. Hierdurch ist es fast ausgeschlossen, daß das fragliche Blatt an den Seiten oder nach vorn erscheinen kann, und nur die Innenseite bleibt übrig.

Von Dikotylen bot mir besonders Aristolochia Sipho Gelegenheit zu genauerem Studium des Sachverhaltes; in meiner Blattstellungslehre (pag. 103) habe ich hierüber das Nähere mitgeteilt.

In Figur 48 ist ein Fall abgebildet (Ribes nigrum), wo das erste und zweite Blatt rechts und links stehen, während das dritte und vierte sich — allerdings in verschiedenen Höhenlagen — in der Mediane befinden (das Tragblatt ist in der Figur mit zwei großen Gefäßbündeln dargestellt). Erst in den späteren Stadien der Knospe kommt die Spiralstellung zum Ausdruck, wie dies Figur 49 zeigt.

Adventivverzweigungen.

Die Adventivverzweigungen bieten in dieser Frage besonders lehrreiche Beispiele. Die Stellung des ersten Blattes hängt hier unverkennbar von der Beschaffenheit der Sproßoberfläche ab. Ist die Rinde des Muttersprosses glatt und eben, so können die ersten Blätter des Seitentriebes sehr verschiedene Stellungen einnehmen, da kein besonderer Grund für eine bestimmte Orientierung vorliegt. Sobald dagegen das organbildende Gewebe oder dessen Umhüllung eine unebene Oberfläche besitzt, z. B. durch Borkenschuppen, Lenticellen usw., so daß der hervorbrechende Sproß auf der einen Seite weiter hinauf bedeckt wird als auf der anderen, so hat dies einen augenscheinlichen Einfluß auf die erste Blattanlage. In diesem letzten Falle haben wir dieselben Bedingungen wie bei dem Aroideenkolben, dessen Spatha mit schiefer Insertionslinie eingefügt ist: die Organbildung beginnt an den tiefsten Stellen der freien Oberfläche.

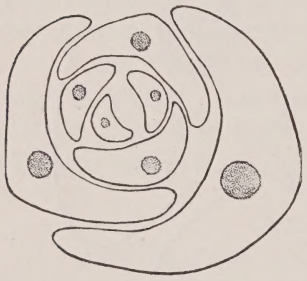


Fig. 49.

Um eine sichere Grundlage für die Frage zu gewinnen, ob die ersten Blätter des Adventivsprosses an den Stellen des geringsten Widerstandes angelegt werden, hat Arthur Weisse eine Reihe von Experimenten mit Salixstecklingen ausgeführt. Nachdem sie bewurzelt waren, wurden die Axillarsprosse abgeschnitten; an der Schnittfläche bildeten sich meistens bald Adventivsprosse. Dadurch, daß er den Wundflächen verschiedene Gestalt gab, konnte er die Basis der Adventivsprosse mehrfach variieren und so ihren Einfluß auf die Stellung der ersten Blätter der Knospe experimentell ermitteln. Auf das bestimmteste konnte Weisse nachweisen, daß die Stellung der ersten Blätter nur von mechanischen Faktoren abhängig ist, indem stets das erste Blatt an der Stelle des geringsten Widerstandes angelegt wurde. Die Gründe für die

Orientierung der folgenden Blätter ließen sich nicht ermitteln; diese entstehen meistens regellos, und erst allmählich kommt eine bestimmte Anordnung zustande. Es stellte sich bei den Experimenten heraus, daß an den adventiven Zweigen keineswegs notwendig oder auch nur gewöhnlich derjenige Blattstellungstypus zustande kommt, der sich an den Axillartrieben der betreffenden Pflanze findet, so daß also die Blattstellung als solche nicht als eine ererbte Eigenschaft der Spezies angesehen werden kann.

Anmerkungen.

I.

Der Einwand, den Sachs in seiner Geschichte der Botanik (S. 182) gegen die Bravaissche Theorie und insbesondere gegen die Unterscheidung der gradlinigen und krummlinigen Stellungen erhebt, ist gänzlich ungerechtfertigt. Für die Brüder Bravais bilden naturgemäß die Divergenzen, die sich dem Grenzwert eines Kettenbruches nähern, eine besondere Gruppe. Es kommen hier dieselben Reihen in Betracht, in denen sich nach Schwendener das Vorrücken der Kontaktzeilen infolge der Dachstuhlverschiebungen und beim Kleinerwerden der Organe vollzieht.

Aus dieser Gruppe mußten ganz allgemein die zwei- bis mehrgliedrigen alternierenden Quirle, ebenso die Spiralstellungen der gerippten Kakteen und Euphorbiaeen ausgeschieden werden. Es liegt kein Grund vor, diese notorischen Gegensätze in den Stellungsverhältnissen durch eine erträumte Einheitsidee zu verschleiern. Von „Zahlenspielerei“ kann bei den Brüdern Bravais überhaupt nicht die Rede sein.

II.

Die eigenartige Lehre, die von Naumann in seinem Buche „Über den Quincunx als Grundgesetz der Blattstellung vieler Pflanzen“ (Dresden und Leipzig 1845) aufgestellt wurde, ist von Schwendener in seinen Vorlesungen schon genügend besprochen.

In dieser Schrift wird übrigens trotz mancher Abweichungen doch die alte Auffassung verfochten, daß die seitlichen Sprossungen an gewisse Linien gebunden sind, auf denen sie in akropetaler Folge hervortreten. Hofmeister führte dagegen in seiner allgemeinen Morphologie ein mechanisches Moment ein und stellte den Satz auf, daß die neuen Organe in den größten Lücken entstehen, welche die schon vorhandenen zwischen sich lassen. Diese Lehre ist natürlich ganz unvereinbar mit der Annahme genetischer Linien; die neuen Organe sind Vorwölbungen, die an jedem Punkte der Oberfläche auftreten können, und ihre Stellung ist nur von den vorhergehenden Organen abhängig: die bestimmenden Faktoren für die Anlage neuer Organe sind Form, Größe und Stellung der schon vorhandenen. In dieser Beziehung stimmen Hofmeister und Schwendener überein.

III.

In seinen „morphologischen Studien“ machte Schumann mancherlei Einwendungen gegen Schwendeners Blattstellungstheorie. Divergenzänderungen infolge von Wachstumsvorgängen kommen seiner Meinung nach nicht vor.

Bevor ich die Schumannschen Angriffe näher bespreche, muß ich bemerken, daß seine kritischen Studien eine auffällige Flüchtigkeit und vor allem einen Mangel an Verständnis erkennen lassen. Dieser Umstand erklärt uns auch die erstaunlichen Entgleisungen und unrichtigen Darstellungen, die seine morphologischen Studien enthalten.

Solcher Unrichtigkeiten finden wir eine so große Anzahl, daß ich sie hier gar nicht alle erwähnen, vielmehr nur einige Beispiele anführen kann. Schumann behauptet z. B., zur Zeit des Erscheinens der Schwendener'schen Blattstellungstheorie sei es gang und gäbe gewesen, „den Begriff der Verschiebung in dem Sinne zu fassen, daß die Organe über die Oberfläche ihrer tragenden Achsen leicht und bequem die verschiedensten Wanderungen vollziehen können". Gerade wie man eine Schachtel auf einem Tisch hin und her schieben kann, so glaubte man — nach Schumanns Darstellung — glitten die Organe über die Oberfläche der Tragachse von einem Ort zum andern. Es ist ganz unfaßbar, wie Schumann zu dieser Auffassung kommen konnte. Nirgends in der Literatur finden sich Angaben über ein derartiges Gleiten der Organe. Es herrschte immer die Ansicht, daß die Organe, die ja mit der Tragachse verwachsen sind, auf dieser festsitzen. Wenn sie seitlich verschoben werden, so erfährt die Tragachse eine entsprechende Torsion.

Schumann war um so weniger in der Lage, die Organ-Verschiebungen kritisch zu beleuchten, als er überhaupt keine richtige Vorstellung von dem Schwendenerschen Dachstuhl hatte; er meinte, man könne sich diesen am besten vorstellen, „wenn wir ihn auf einer dehnbaren Fläche auftragen, welche von der Beschaffenheit sein muß, daß sie sich, nach einer Richtung ausgezogen, in der darauf senkrechten verkürzt" (S. 310).

Richtig ist nur die von Schumann hinzugefügte Bemerkung: „Die Folge jedes Zuges ist die Veränderung der Formen, bei Wahrung des lückenlosen Kontakts".

Einen solchen Dachstuhl hat Schwendener natürlich nie im Auge gehabt; denn maßgebend für die Verschiebungen ist in diesem Falle nur die dehnbare Fläche, auf deren Verhalten die darauf befindliche Zeichnung eines Dachstuhls selbstverständlich keinen Einfluß ausüben kann. Eine solche Fläche zeigt ja keinen Unterschied zwischen rechts und links; ein Zug in der Quer- oder Längsrichtung bedingt also auch keine Divergenzänderungen.

Ebenso hat Schumann nicht eingesehen, daß, wenn das Organsystem an Umfang zunimmt, die Fußpunkte des Dachstuhls in allen Fällen auseinanderrücken, wobei der von den beiden Sparren gebildete Winkel sich vergrößert. Auch dieses Mißverständnis, das auf Seite 310 seiner Abhandlung zu finden ist, zeigt, daß er das Prinzip der Dachstuhlverschiebungen nicht verstanden hat. Die beiden Fußpunkte, die auf der Zylinderfläche in einen Punkt zusammenfallen, haben ihn augenscheinlich ganz verwirrt. Andere Beispiele, die dieses Urteil rechtfertigen, übergehe ich.

IV.

Gegen die Annahme eines unmittelbaren Anschlusses der neuen Anlagen an die schon vorhandenen wendeten sich verschiedene Autoren. Die umfangreichste Arbeit dieser Art lieferte wohl Hans Winkler. In seinen Untersuchungen kam er zu dem Resultat, „daß es eine ganze Reihe von Gewächsen gibt, bei denen ein unmittelbarer Kontakt der Neuanlagen mit älteren Organen nicht besteht, daher auch nicht für das Zustandekommen oder für Veränderungen der Blattstellungen verantwortlich gemacht werden kann".

Schon in der Einleitung verrät Winkler eine bedenkliche Unkenntnis auf dem Gebiete der mechanischen Fragen, indem er meint, daß die oben schon erwähnte Kritik von Schumann, die so zahlreiche Ungereimtheiten enthält, als „einwandfrei" zu bezeichnen sei. Solchen Opponenten gegenüber verzichtet Schwendener gern auf jede weitere Diskussion über mechanische Probleme. „Die Zukunft", sagt er, „mag entscheiden, wer Recht hat. Am Ende werden doch wohl diejenigen Autoren die Oberhand gewinnen, welche die Wirkung von Druck und Zug auf ein geschlossenes Organsystem besser zu beurteilen imstande sind als Schumann und Winkler".

Die Kontaktfrage hat Schwendener im Laufe der Jahre wiederholt geprüft, und zwar gerade an denjenigen Objekten, auf die seine Opponenten ihren Widerspruch gestützt hatten. Das Resultat war immer dasselbe: der Kontakt zwischen den jungen Anlagen war unzweifelhaft vorhanden, „aber freilich im allgemeinen nicht auf den Orthostichen, sondern auf den Parastichen, welche am Scheitel die Sparren des wirksamen Dachstuhls bilden".

Schwendeners Opponenten beziehen sich übrigens nie auf Objekte, deren Scheitel er selbst schon untersucht hatte, sondern immer auf Beobachtungen an Laubsprossen von Linaria, Anagallis usw., bei denen Stellungsänderungen durch Dachstuhlverschiebungen oder Kleinerwerden der Organe nicht vorkommen — und die von Schwendener nie als Beispiele angeführt worden sind.

Die Winkler'schen Untersuchungen wurden besonders von Leisering einer eingehenden Kritik unterzogen. Winkler hatte, wie schon erwähnt, behauptet, daß die jüngsten Blätter bei den untersuchten Exemplaren sich weder selbst seitlich berühren, noch mit irgend einem älteren Organe in Kontakt stehen. Leisering zeigte nun, daß Winkler Schnitte untersucht hatte, die allzuweit von der Blattbasis lagen, während er in tieferem Niveau eine absolut innige Berührung der Seitenflächen hätte konstatieren können. Leisering hat diesen Irrtum Winklers bei allen den Pflanzen konstatiert, die er nachuntersuchte. Leiserings Schlußsatz lautet: „Winklers Einwände haben sich also sämtlich als hinfällig herausgestellt." In einer später erfolgten Erwiderung gelang es Winkler auch nicht, die Leisering'sche Kritik zu widerlegen.

V.

In seiner Abhandlung über Blütenanomalien teilt Vöchting einige Beispiele mit, die zeigen sollen, daß die Quirl- und Schraubenstellung der Blätter nicht durch eigentlichen Kontakt verursacht werden könne, „da ein solcher gar nicht stattfinde". Vöchting befaßte sich vorzugsweise mit Linaria spuria. Schon die Zeichnungen Vöchtings lassen vermuten, daß, entgegen seiner Behauptung, die jungen Anlagen einander ursprünglich berührten, was allerdings nur bei Längsansichten sicher zu entscheiden gewesen wäre. Schwendener untersuchte gleichfalls Linaria spuria und zwar Material, das ihm von Vöchting geliefert wurde. Nach seinen Befunden unterliegt es gar keinem Zweifel, daß die Behauptung Vöchtings, bei Linaria spuria sei ein Kontakt zwischen den Anlagen der Blätter nicht vorhanden, unhaltbar ist. Vöchting ließ sich durch den Umstand täuschen, daß die ursprünglichen Beziehungen der jungen Anlagen durch die Streckung der Internodien frühzeitig gestört werden. Mit Rücksicht darauf ist diese Pflanze ein wenig geeignetes Objekt zur Beurteilung von Blattstellungsfragen. Daß aber die jungen Anlagen in den Lücken zwischen den vorhandenen auftreten und folglich in ihrer Stellung von diesen abhängig sind, ist auch hier leicht zu konstatieren. Und das genügt in diesem Falle vollständig, da ja Druckwirkungen der frühzeitigen Streckung wegen nicht zu erwarten sind.

VI.

Einige Florideen zeigen ebenfalls Spiralstellung, die nach den Untersuchungen von Schwendener und Seckt gleichfalls auf die Kontaktverhältnisse in der Scheitelregion zurückzuführen ist. Besonders bei Polysiphonia wurde unwiderlegbar festgestellt, daß 2—3 blattlose Gliederzellen, die sich zwischen die blattbildenden einschalten, gesetzmäßige Anschlüsse verhindern und dadurch Unregelmäßigkeiten in den Stellungsverhältnissen verursachen.

VII.

Im „Biologischen Zentralblatt" Bd. 23 (1903) p. 222 sagt Wiesner:

„Den Stellungsverhältnissen der Hauptreihe kommt eine hohe ökologische Bedeutung zu; sie zeichnet sich nämlich vor denen aller übrigen Reihen dadurch aus, daß durch dieselbe mit der kleinsten Zahl von Blättern eine möglichst gleichmäßige Verteilung der Blätter an der Achse erreicht wird." Unmittelbar darauf fügt er hinzu: „die Konsequenz, welche dieser Verteilungsmodus rücksichtlich der Ausnutzung des Raumes, der gleichmäßigen Belastung und wenigstens in Hinsicht auf den vertikalen Stamm auch rücksichtlich der Beleuchtung mit sich bringt, leuchtet wohl ein."

Diese Konsequenz leuchtet aber tatsächlich nicht ein; denn es ist durchaus unzutreffend, daß die Stellungen nach der Hauptreihe eine besonders günstige Lage bedingen. Weder mit Rücksicht auf die Ausnutzung des Raumes und des Lichtes noch in bezug auf eine möglichst zweckmäßige Verteilung der Blätter auf der Achse bietet die Hauptreihe irgendwelche Vorteile den anderen Reihen gegenüber. Wir können nach dieser oder irgend einer anderen Reihe numerieren, ohne die günstige Verteilung der Blätter in bezug auf Ausnutzung des Raumes irgendwie zu beeinträchtigen. Und was die Lichtlage der Blätter betrifft, so hängt diese bekanntlich nicht allein von ihrer Stellung am Stamme ab, sondern häufig von Torsionen der Internodien oder der Blattstiele. Bei den Helianthusköpfen z. B. finden wir sehr verschiedene Spiralstellungen, unter 10 Köpfen 3—4, die den Nebenreihen angehören. Die Annahme jedoch, daß diese verschiedenen Stellungen in bezug auf Ausnutzung des Raumes ungleichwertig seien, ist ausgeschlossen.

VIII.

Sonderbarerweise haben einige Autoren Schwendener dahin mißverstanden, als ob er in den „Blattstellungen" die Bedeutung innerer, unbekannter Kräfte nicht hätte anerkennen wollen. Im Gegenteil, Schwendener betont ausdrücklich, daß er niemals versucht habe nachzuforschen, aus welchem Grunde die ersten Anlagen erscheinen; er nimmt sie als gegeben an, nur sagt er, daß die späteren Anlagen gerade da sichtbar hervortreten, wo sie nach den Anschlußregeln zu erwarten sind. Mit welchen Kräften die ersten Anlagen auch in Verbindung stehen mögen, so wird doch die Schwendenersche Theorie der seitlichen Verschiebungen davon unabhängig sein. Aber wenn die Opponenten auch zugeben, daß Kontakt vorhanden ist, so machen sie doch den Einwand, wie Vöchting, „daß auch eine vollkommene Berührung noch keinen Beweis für einen wirklich vorhandenen Druck liefere." Vöchting vergißt, daß die wachsenden Organe sich mindestens mit der Kraft, die durch ihren Turgor gegeben ist, drücken. Und dieser Turgordruck beträgt, wie beispielsweise Schwendener anführt, bei einer mittleren Höhe von 5 Atmosphären 50 g pro Quadratmillimeter. Übrigens drückt ja tatsächlich das Kambium die Rinde in radialer Richtung nach außen; das Holzparenchym drückt auf die Spiral- und Ring-

gefäße und kann ihre Abplattung verursachen. Noch könnte eine große Anzahl von Beispielen erwähnt werden, die zeigen, daß, wo Kontakt vorhanden ist, bei wachsenden Organen der gegenseitige Druck nicht ausbleiben kann.

IX.

In der 1902 erschienenen Schrift von A. H. Church: „On the Relation of Phyllotaxis to mechanical Laws" finden sich zahlreiche, schön ausgeführte Konstruktionen, denen vorwiegend die logarithmische, zum Teil aber auch die Archimedische Spirale zugrunde gelegt wurde. Die Ähnlichkeit, welche zwischen den so erhaltenen Konstruktionen und dem naturgetreuen Bilde wirklicher Objekte besteht, ist überraschend, und der Gedanke an gleichartige Entstehungsbedingungen liegt nahe genug. Allein bei einiger Überlegung gelangt man doch zu der Einsicht, daß solche Hinweise auf Bildähnlichkeiten die mechanischen Gesetze, welche die Gestaltung pflanzlicher Organsysteme beherrschen oder doch beeinflussen, nicht aufdecken können. In dieser Beziehung verspricht der Titel der interessanten Schrift mehr, als der Inhalt bietet.

X.

In letzter Zeit (1907) hat die Blattstellungsfrage durch G. van Iterson jun. eine sehr beachtenswerte Neubearbeitung erfahren. Sein Buch, betitelt: „Mathematische und mikroskopisch-anatomische Studien über Blattstellungen" besteht aus einem ersten, von großer Sachkenntnis zeugenden mathematischen Teil (S. 7—191), in welchem die Systeme tangierender Kreise auf einer Zylinderfläche, dann auf einer Kegelfläche etc., sowie auch verschiedene andere geometrische Beziehungen dargelegt sind, und einem zweiten, botanischen Teil (S. 195—296), welcher die Beobachtungstatsachen und die hieraus abgeleiteten Folgerungen enthält. Das Werk zeichnet sich sowohl durch Gründlichkeit der Ausführungen, als auch durch Originalität der Darstellung vorteilhaft aus.

In beiden Teilen des Buches kommen außer den grundlegenden Fragen, die sich jedem Autor aufdrängen, auch solche zur Erörterung, welche Schwendener in seiner Theorie als nebensächlich oder nicht streng zur Sache gehörig außer Betracht gelassen hat, so z. B. die Kugelsäule (pila sferotassica nach Delpino), der ja nur unter der kühnen Voraussetzung, daß die Blätter endständig (Anaphytosen-Hypothese) und nicht als seitliche Sprossungen entstehen, eine gewisse Bedeutung zukommt; ferner die logarithmische Spirale und die besondere Kurve, vom Autor Folioide genannt, welche der Horizontalprojektion eines Kreises auf der Kegelfläche entspricht, aber auch „mit den Querschnitten junger Blätter große Ähnlichkeit hat" etc.; dann von Beobachtungstatsachen die Beziehungen der Blattstellung zur Form und Zeichnung der Stengelinternodien, die angebliche Berindung durch die Blattbasen u. dgl. mehr.

Der Verfasser kommt in den Hauptfragen, abgesehen von einzelnen Punkten untergeordneter Bedeutung, zu denselben Resultaten wie Schwendener, so namentlich in betreff der Anschlußregeln und des Kontaktes neu gebildeter Organe mit schon vorhandenen. Nur in einem, allerdings prinzipiell wichtigen Punkte vertritt er eine abweichende Ansicht, nämlich hinsichtlich der Divergenzänderungen durch den gegenseitigen Druck. Er sagt hierüber (S. 292): „Wir haben keine Veranlassung gefunden, Verschiebungen der Ansatzstellen durch ihren gegenseitigen Druck anzunehmen", stützt sich aber dabei mehr auf Erwägungen als auf direkte Beobachtungen (man vgl. S. 224).

Die viel umstrittene Frage, ob Divergenzänderungen stattfinden oder nicht, läßt sich jedoch durch bloße Erwägungen nicht entscheiden; hier muß die unmittelbare Beobachtung den Ausschlag geben, und diese lehrt z. B., daß große Helianthusköpfe oft Divergenzen aufweisen, welche bis auf die Minute, ja zuweilen bis auf die Sekunde mit dem Grenzwert übereinstimmen, während an jugendlichen Köpfen von 4—5 mm Durchmesser eine so weitgehende Annäherung niemals zu beobachten ist. Es müssen also im Verlaufe des Wachstums Veränderungen stattfinden.

Wenn übrigens van Iterson jun. seinen Erwägungen die Bemerkung voranstellt, die nachträglichen Änderungen in der Blattstellung seien überhaupt von geringer Bedeutung, so verkennt er doch wohl die theoretische Wichtigkeit der Frage, durch welche Faktoren die Annäherung der Divergenzen an den Grenzwert, oft bis zur vollständigen Erreichung desselben, bewirkt werden. Der letztere Fall, die genaue Einstellung nach dem goldenen Schnitt, kann jedenfalls nur durch Druckwirkungen zustande kommen.

Da van Iterson jun. solche Druckwirkungen außer Betracht läßt und sie überhaupt in der Theorie der Blattstellungen als entbehrlich erachtet, so ist dieser Auffassung gegenüber noch einmal zu betonen, daß junge Organe, die sich gegenseitig berühren und im Wachstum begriffen sind, schon ihres Turgors wegen einen Druck aufeinander ausüben müssen, und daß dies auch tatsächlich mit erheblichen Kräften geschieht. An dieser Tatsache ist nicht zu rütteln; der Botaniker muß damit rechnen.

XI.

Die Wiedergabe der Spiralstellungen auf der abgerollten Zylinderfläche scheint mir für die botanisch wichtigen Fragen zu genügen, meist sogar besonders geeignet. Sie gestattet z. B., sowohl die Konstanz der Größenverhältnisse, als auch das etwaige Kleinerwerden der Organe unmittelbar vor Augen zu führen. Das ist bei der abgerollten Kegelfläche nicht mehr der Fall. Dazu kommt, daß die gesetzmäßigen Verschiebungen in kegelförmigen Organsystemen meistens — zumal bei größerem Scheitelwinkel — auf den unteren Teil des Kegels beschränkt bleiben; weiter nach oben treten häufig soweit gehende Störungen ein, daß ein bestimmtes System sich nicht mehr konstruieren läßt. Da nämlich die Organe in akropetaler Richtung nur wenig an Größe abnehmen, lange nicht in gleichem Verhältnis wie der Umfang des kegelförmigem Systems, so führt der Mangel an Raum schon in mittlerer Höhe zu Unregelmäßigkeiten, die sich nach der Spitze zu mehr und mehr steigern. Dies gilt auch von den Köpfen der Sonnenblumen, wo stets nur die Randzone regelmäßige Beziehungen aufweist; das ganze Innere ist unbrauchbar.

Ein proportionales Kleinerwerden der Organe unter Beibehaltung der gegebenen Stellung, wie es Church in seinen logarithmischen Spiralsystemen und van Iterson jun. auf seinen abgerollten Kegelflächen darstellt, z. Teil bis $^1/_6$ der ursprünglichen Größe, kommt in der Natur wohl bei Blattrosetten, bei Blüten- und Fruchtständen aber nicht vor. Die rechtwinkelige Kreuzung der Kurvenscharen, wie sie in den eleganten Konstruktionen vou Church vorausgesetzt ist, steht überdies mit dem tatsächlichen Vorkommen eines Dachstuhls mit drei Sparren im Widerspruch.

Wichtigere Literatur.

Berthold, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Pringsh. Jahrb. Bd. XIII pag. 569.

Braun, A., Vergleichende Untersuchung über die Ordnung des Schuppen an den Tannenzapfen. Berlin, Akademie der Wissenschaften. Eingegangen 16. Juli 1830.

Bravais, L. et-A., Essai sur la disposition des feuilles curvisériées. Annales des Sciences Naturelles, 2me Série VII, Botanique. 1837 p. 42.

— Essai sur la disposition des feuilles. Ebenda 1839, p. 5 und 65.

Church, A. H., On the Relation of Phyllotaxis to Mechanical Laws. Part II. London, Oxford 1902.

Candolle, C. de, Considérations sur l'étude de la phyllotaxie. Genf, Basel, Lyon 1881.

Hofmeister, Wilhelm, Allgemeine Morphologie der Gewächse. Leipzig 1868.

Jost, L., Die Theorie der Verschiebungen seitlicher Organe durch ihren gegenseitigen Druck. I—II. Bot. Zeitung 1899 und 1900.

Iterson jun., G. van, Mathematische und mikroskopisch-anatomische Untersuchungen über Blattstellungen nebst Betrachtungen über den Schalenbau der Miliolinien. Jena 1907.

Kny, L., Über Axillarknospen bei Florideen.

Leisering, B., Zur Frage nach den Verschiebungen an Helianthus-Köpfen. Ber. d. deutsch Bot. Gesellsch. Bd. XX 1902.

— Die Verschiebungen an Helianthusköpfen im Verlauf ihrer Entwickelung vom Aufblühen bis zur Reife. Flora 1902.

Naumann, Über den Quincunx als Grundgesetz der Blattstellung vieler Pflanzen. Dresden und Leipzig 1845.

Sachs, J., Geschichte der Botanik. München 1875.

Seckt, Hans, Mechanische Theorie der Blattstellungen (Referat). Naturwissensch. Wochenschrift, Berlin Bd. XVI (1901) p. 309.

— Beiträge zur mechanischen Theorie der Blattstellungen bei Zellenpflanzen. Inauguraldissertation 1901. Bot. Zentralbl. 1901.

Schimper, Karl, Beschreibung des Symphytum Zeyheri. Abdruck aus Geigers Mag. f. Pharmazie. Heidelberg 1835. p. 79.

— Vorträge über die Möglichkeit eines wissenschaftlichen Verständnisses der Blattstellung. Flora 1835 p. 145.

Schumann, K., Morphologische Studien, Heft I und II. Leipzig 1892 und 1899.

Schwendener, S., Über die Verschiebung seitlicher Organe durch ihren gegenseitigen Druck. Verh. der naturf. Gesellschaft in Basel Bd. IV p. 2.

— Mechanische Theorie der Blattstellungen. Leipzig 1878.

— Über den Wechsel der Blattstellungen an Keimpflanzen von Pinus. Gesammelte Botanische Mitteilungen. Berlin 1898.

— Über Spiralstellungen bei Florideen. Ebenda.

— Zur Theorie der Blattstellungen. Ebenda.

— Über Scheitelwachstum und Blattstellungen. Ebenda.

— Zur Kenntnis der Blattstellungen in gewundenen Zeilen. Ebenda.

Schwendener, S., Die jüngsten Entwickelungsstadien seitlicher Organe und ihr Anschluß an bereits vorhandene. Ebenda.

— Die Schumannschen Einwände gegen meine Theorie der Blattstellungen. Sitzungsb. der Königl. Akad. der Wiss. Berlin 1899 p. 645.

— Die Divergenzänderungen an den Blütenköpfen der Sonnenblumen im Verlaufe ihrer Entwickelung. Ebenda 1900 p. 1042.

— Zur Theorie der Blattstellungen. Ebenda 1901 p. 556.

— Die Divergenzen kreisförmiger Organe in Spiralsystemen mit rechtwinkelig gekreuzten Kontaktlinien und deren Grenzwerte. Ebenda 1901 p. 1074.

— Über die Kontaktverhältnisse der jüngsten Blattanlagen bei Linaria spuria Ebenda 1899 p. 94.

— Die neuesten Einwände Jost's gegen meine Blattstellungstheorie. Berichte der deutsch. bot. Gesellsch. Bd. XX (1901) p. 249.

Vöchting, H., Über Blüten-Anomalien. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXI (1898).

Weisse, Arthur, Beiträge zur mechanischen Theorie der Blattstellungen an Axillarknospen der Koniferen. Flora 1889 p. 114.

— Über die Wendung der Blattspirale und die bedingenden Druckverhältnisse an den Axillarknospen der Koniferen. Flora 1891 p. 58.

— Neue Beiträge zur mechanischen Blattstellungslehre. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXVI. 1904 p. 236.

— Die Zahl der Randblüten an Kompositenköpfchen in ihrer Beziehung zur Blattstellung und Ernährung. Jahrb. f. wissensch. Bot., XXX, 1897, p. 453.

— Grundzüge der mechanischen Blattstellungslehre. Goebels Organographie der Pflanzen, I. Teil: Allgemeine Organographie. Jena (Gustav Fischer), 1898, p. 61.

— Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Onagraceen-Blüte, mit besonderer Berücksichtigung des unterständigen Fruchtknotens. Festschrift für Schwendener, Berlin, 1899, p. 231.

— Über Veränderung der Blattstellung an aufstrebenden Axillarzweigen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XVII, 1899. p. 343.

— Über die Blattstellung von Liriodendron tulipifera. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XX, 1902, p. 488.

— Über die Blattstellung an einigen Triebspitzen-Gallen. Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXXVII, 1902, p. 594.

— Untersuchungen über die Blattstellung an Cacteen und anderen Stamm-Sukkulenten, nebst allgemeinen Bemerkungen über die Anschlußverhältnisse am Scheitel. Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXXIX, 1903, p. 343.

— Blattstellungsstudien an Populus tremula. Festschrift zu P. Aschersons 70. Gebtg, Berlin, 1904, p. 518.

Wiesner, Jul., Zur Biologie der Blattstellung. Biologisches Zentralblatt 1903 p. 209.

Das Saftsteigen.

Art der Bewegung.

Neuere Forschungen über die Wasserbewegung in den Pflanzen haben in bezug auf die Bahnen des aufsteigenden Stromes die früheren Annahmen hierüber vielfach berichtigt und zum Teil sogar völlig umgestaltet. So hat man die sogenannte Imbibitionstheorie von Sachs, nach welcher sich die Wasserbewegung in den Zellwänden vollzieht, jetzt ganz aufgegeben, da sie in offenbarem Widerspruch mit dem Ergebnis der späteren Untersuchungen steht. Es wird daher gegenwärtig allgemein angenommen, daß die Hohlräume der Tracheiden und Gefäße, oft auch der Libriformzellen die eigentliche Leitungsbahn darstellen.

Wie sich das Saftsteigen im Holzkörper der Bäume abspielt, ist noch ziemlich mangelhaft bekannt. Zu den Kräften, welche bei diesem Vorgange wirksam sind oder angeblich wirksam sein sollen, rechnet man zunächst

Kapillarität und Imbibitionsvermögen.

Die Wirkungen beider haben einen gemeinsamen Zug, der im Einsaugen von Flüssigkeit in die feinen Kanäle oder Kanalsysteme einer festen Substanz zum Ausdruck kommt, wobei es gleichgültig ist, ob das Eindringen des Wassers zwischen die festen Teile der Substanz mit einer Volumveränderung des ganzen Gerüstes, sei es nun Expansion oder Kontraktion, verbunden ist oder nicht. Es ist ebenso unwesentlich, ob diese Kanäle von bloßem Auge oder doch mit Hilfe des Mikroskops zu erkennen und meßbar sind, oder ob sie nicht bloß unmeßbar, sondern auch unsichtbar klein sind, wie die Micellarinterstitien der Zellmembran. Es besteht kein tieferer Gegensatz zwischen Kapillarität und Imbibition und daher unterliegt auch die Beweglichkeit des Wassers im Kapillarsystem und in imbibierten Membranen einem gemeinsamen Gesetze.

Da sich die Wassermoleküle, die den Wänden eines Kapillarraumes zunächst liegen, bekanntlich in unbeweglichem Zustande befinden, tritt bei der Strömung des Wassers durch diese Räume keine Reibung zwischen ihm und der Wandsubstanz, sondern nur zwischen benachbarten Lagen von Wassermolekeln ein.

Unter solchen Umständen ist es daher schwer zu sagen, wie jene von Sachs angenommene besondere Beweglichkeit in den imbibierten Membranen zustande kommen soll, da doch der durch Reibung von Wasser an Wasser hervorgerufene Widerstand bei abnehmender Größe der Zwischenräume unmöglich mit einem Male wieder geringer werden kann. Übrigens ist diese Beweglichkeit noch niemals tatsächlich beobachtet worden und kann auch aus keiner feststehenden Tatsache gefolgert werden.

Ähnlich verhält es sich mit einer anderen Art Bewegung, die nach J. Vesque ebenfalls durch Kapillarkräfte hervorgebracht wird. Seiner Ansicht nach befindet sich zwischen der Wand einer Tracheide und den darin enthaltenen Luftblasen stets eine dünne Wasserschicht, die die damit alternierenden, scheinbar isolierten Wassertropfen untereinander verbindet. Wird nun einem dieser Tropfen von außen her Wasser zugeführt, so fließt ein Teil davon durch die erwähnte dünne Schicht den benachbarten Tropfen zu.

Eine solche Bewegung ist aber von Physikern, die über Kapillarität geschrieben haben, weder konstatiert noch hypothetisch angenommen worden.

Die Resultate, die Strasburger erzielt hat, indem er die Berechtigung dieses Gedankens durch Versuche mit Tannenholz nachweisen wollte, bestätigen auch nur die Beobachtungen, die Vesque an ausgetrockneten Tracheiden, die in Wasser getaucht wurden, gemacht hat, nicht aber seine Deutung.

Bei meinen Versuchen mit Lamellen von Tannenholz fand ich nur, daß das vordringende Wasser zuweilen eine ziemlich rasche, fast stürmische Bewegung zeigte, wobei einzelne Luftblasen Formveränderungen erfuhren und wohl auch von der Seite her vorübergehend zusammengedrückt wurden. Ein eigentliches Vorbeifließen von Wasser zwischen Luftblase und Wand konnte jedoch niemals beobachtet werden.

Die Vorstellung des Überfließens von Tropfen zu Tropfen ist also weder theoretisch noch praktisch irgendwie begründet, wiewohl Strasburger seiner direkten Beobachtung für die Folgezeit hohen Wert beimißt. Es muß aber auf das entschiedenste in Abrede gestellt werden, daß hier eine solche „direkte Beobachtung“ vorliegt oder überhaupt möglich ist. Strasburgers Beobachtungen beziehen sich nur auf ein lebhaftes Einströmen von Farbstofflösungen in Lamellen, in denen eine künstlich hergestellte energische Saugung wirkte. Um das Gesehene zu erklären, genügt die Annahme einer raschen Wasserbewegung vollständig. Mit dem

Saftsteigen in lebenden, hochstämmigen Bäumen haben diese Vorgänge vollends gar keinen Zusammenhang.

Was er wirklich gesehen, war nur eine durch negativen Luftdruck bewirkte Saugung, die aber in diesem Falle künstlich durch Austrocknen von Alkoholmaterial erzielt und zuweilen überdies durch Fließpapier verstärkt wurde. Diese Bedingungen liegen aber von den im lebenden Baumstamme vorhandenen weit ab.

Da sich also der Grundgedanke, von dem Strasburger ausgeht, als unhaltbar herausstellt, so verlieren auch alle seine weiteren Ausführungen ihre Stütze, zumal sie an sich schon voller Widersprüche sind. Schon die Annahme, daß nur die kleineren Luftblasen ein Überfließen gestatten sollen, macht die Hebung einer längeren Jaminschen Kette unmöglich. Und daß sich Strasburger nicht darüber äußert, warum das Überfließen vorwiegend von unten nach oben geschehe, beweist, daß er über die sich entgegenstellenden Schwierigkeiten selbst im unklaren war.

Neuerdings hat Josef Böhm die Ansicht aufgestellt, daß sowohl die Wasseraufsaugung durch die Wurzeln, wie das Saftsteigen in den Stammorganen lediglich durch Kapillarität bewirkt werde; er stützt seine Anschauungen auf Versuche, die er mit ausgekochtem Wasser an Pflanzen ausführte, „deren untere Hälfte früher luftfrei gekocht wurde". Die Pflanzen waren luftdicht in eine mit Wasser gefüllte Röhre eingekittet, und da sie durch Verdunstung Wasser verloren, ersetzten sie den Verlust aus dem Vorrat in der Röhre. Diese stand aber nach unten mit einem Quecksilbergefäß in Verbindung, dessen Inhalt nach Maßgabe der Wasserentnahme in die Höhe stieg.

Wenn Böhm die von ihm beobachtete Wasserbewegung durch Kapillarität erklärt, so beruht dies auf einem völligen Verkennen der Sachlage. Eine solche Auffassung muß als eine im Grundgedanken irrtümliche und folglich dem ganzen Inhalte nach verfehlte bezeichnet werden.

Was Böhm als Kapillaritätserscheinungen ansieht, hat sich bei genauerer Prüfung als eine durch Luftverdünnung erzeugte Saugwirkung herausgestellt, bei der die Kapillarität meist gar nicht beteiligt ist. Die Kapillarität ist nicht imstande, ein System von Kapillarräumen, welche nach oben in eine verdunstende Fläche ausmünden, auch nur bis auf einige Fuß über das Niveau des umgebenden Wassers hinauf im gefüllten Zustande zu erhalten.

Osmotische Kräfte.

Zur Erklärung des Saftsteigens werden ferner osmotische Kräfte herangezogen. Durch die Untersuchungen Pfeffers u. a. wurde definitiv festgestellt, daß der osmotische Druck in den lebenden Zellen eine viel bedeutendere Höhe erreicht, als man nach dem früheren Stande unserer Kenntnisse annehmen konnte. Doch darf man aus dieser Tatsache nicht den Schluß ziehen, daß nun auch die Hebung des Saftes durch den osmotischen Druck auf eine entsprechend größere Höhe möglich sei. Denn was zunächst die Erscheinungen des Blutens anbelangt, so bleibt natürlich die schon von Hales beobachtete Steighöhe des Saftes als empirische Tatsache bestehen, die maximale Höhe des Blutungsdruckes somit unverändert. Allein es ist erwiesen, daß dieser Druck während der eigentlichen Vegetationsperiode auf eine sehr geringe Größe herabsinkt. Von meinen verschiedenen Beobachtungen hierüber führe ich folgende an: Am 17. Juni 1885 wurden gegen Abend zwei Buchen in verschiedenen Höhen abgesägt, die eine kurz über dem Boden, die andere in Manneshöhe. Die stehengebliebenen Stumpfe wurden dicht mit Wachsleinwand verbunden, so daß jede Verdunstung in die Luft vermieden war. Am anderen Morgen waren die Schnittflächen der beiden Stumpfe zwar feucht, jedoch ohne zu bluten. Am 20. Juni morgens zeigte dagegen der kürzere Stumpf deutliches Bluten, indem die Schnittfläche unter dem Tuche ganz mit Wasser bedeckt war; der längere war unverändert geblieben; die Schnittfläche fühlte sich nur feucht an wie bei frisch geschnittenem Holze.

Was sodann zweitens die osmotische Saugung im Parenchym betrifft, so ergibt sich aus den Untersuchungen Westermaiers, daß die dadurch bewirkte Wasserbewegung sich nur auf wenige Zentimeter erstreckt. Ob es bloß 3 bis 4 oder unter besonders günstigen Umständen vielleicht 30 bis 40 cm sind, ist für unsere Betrachtung gleichgültig.

Daß aber trotzdem die Parenchymzellen des Holzes bei der Hebung des Saftes irgendwie direkt beteiligt sind, scheint aus verschiedenen Tatsachen mit Bestimmtheit hervorzugehen. Wären die Druckdifferenzen in der Holzluft die einzige Kraftquelle für die zu leistende Arbeit, so könnten erhebliche Ungleichheiten im Saugen oder Bluten an benachbarten Stellen des Holzkörpers nicht wohl vorkommen, da ja der Theorie zufolge die geringsten Unterschiede sich sofort ausgleichen müßten. Es wäre namentlich undenkbar, daß ein Baumstamm, der nach 2—3 Regentagen durch Nachschub

von unten etwas wasserreicher geworden, in mittlerer Höhe (wo vorher Saugen stattfand) Luft in das hier angebrachte Manometer hineinpreßt, während oben in der Krone und insbesondere unten am Stamm weder Saugung noch Pressung stattfindet.

Abnahme der Lufttension von unten nach oben.

Um die Wirkung des Luftdruckes beim Saftsteigen zu veranschaulichen, sind verschiedene Autoren von Voraussetzungen über die in unseren Bäumen vorhandene Lufttension ausgegangen, die nicht auf experimentellen Bestimmungen beruhen und deshalb keine Sicherheit gewähren. So glaubte z. B. Hartig die Abnahme des Luftdruckes im Holze aus dem Größerwerden des Luftraumes folgern zu dürfen, was aber nur dann zulässig sein würde, wenn jede Aufnahme oder Abgabe von Luft ausgeschlossen wäre. Das ist indessen nicht der Fall. Darum war es wünschenswert, einige Anhaltspunkte in dieser Frage durch direkte Bestimmung zu gewinnen.

Pappenheim hat nun nachgewiesen, daß im Stammholz einer Edeltanne die Binnenluft, welche nicht unter dem unmittelbaren Einflusse der Transpiration der Blätter stand, eine ziemlich gleichmäßige Spannung von $^3/_4$—$^4/_5$ Atmosphären besaß. Eine mit der Höhe zunehmende Verdünnung war nicht zu konstatieren.

Übrigens folgt schon aus den Beobachtungen an wasserführenden Manometerröhren, die mit dem Holze in Verbindung standen, daß die Saugung meist nur eine ganz schwache, die Luftverdünnung also keine erhebliche ist.

Godlewskis Theorie.

Von den Arbeiten, die sich auf die Wasserbewegung in der Pflanze beziehen und zur Erklärung derselben zu Druckdifferenzen ihre Zuflucht nehmen, ist besonders die von Godlewski zu erwähnen. Dieser Autor verlegt die wichtigste Triebkraft in die Markstrahlzellen, die zugleich als Druck- und Saugpumpen wirken sollen. Die Vorstellung aber, daß eine solche Zelle das Wasser stets aus tieferliegenden Tracheiden schöpfe und dann durch Vermittelung eines Übergangsgliedes in eine höher gelegene Tracheide hineinpresse, wird ausdrücklich mit der nach oben hin abnehmenden Lufttension in Beziehung gebracht.

Wenn nun Godlewski, um seinen Zweck zu erreichen, nicht bloß Druckdifferenzen in der Holzluft, sondern auch Veränderungen im Protoplasma zu Hilfe nimmt, und letztere der Art

sein sollen, daß das Wasser nur an einer bestimmten Stelle aus der Markstrahlzelle ausgestoßen und an anderen Stellen aus den Tracheiden eingesogen wird: so kommen wir damit auf ein Gebiet, wo jede Kontrolle ausgeschlossen ist. Lassen wir unserer Phantasie noch weiteren Spielraum, so können wir jede Markstrahlzelle zu einer untadelhaften Saug- und Druckpumpe gestalten, die mit der Geschwindigkeit eines pulsierenden Herzens immer nur von unten her Wasser einsaugt und nach oben wieder abgibt. Durch solche Pumpwerke kann man allerdings auch ohne Berücksichtigung der Lufttension das Wasser auf die höchsten Bergspitzen heben. Man braucht sich nur vorzustellen, am Abhang eines Berges befinden sich in verschiedenen Höhen offene Wasserbehälter und zwischen je zweien eine solche Saug- und Druckpumpe, die jedesmal aus dem unteren Behälter schöpft und das aufgenommene Wasser in den nächst höheren ergießt.

So lange wir jedoch auf empirischem Boden stehen bleiben, ist es wahrscheinlicher, daß die Plasmahaut in den Tüpfeln die für einen so regelmäßigen Gang der Pumpe nötige Steuerung nicht zu bewerkstelligen vermag. Jedenfalls fehlt es durchaus an tatsächlichen Hinweisen auf einen rhythmischen Wechsel in der Durchlässigkeit, wie ihn Godlewski voraussetzt.

Unser Wissen über die Vorgänge, welche im Holzkörper der Bäume sich abspielen, ist noch immer sehr lückenhaft. Erst wenn die experimentelle Forschung die nötigen Grundlagen geschaffen haben wird, kann der Aufbau einer wissenschaftlichen Theorie des Saftsteigens durchgeführt werden. Im nachfolgenden soll eine Reihe von Vorfragen beantwortet werden, von deren Erledigung mir jedes weitere Eindringen in die Sache abhängig erscheint.

Inhalt der Gefäße und Tracheiden des Holzkörpers.

Zunächst sei bezüglich des Inhaltes der Gefäße und Tracheiden des Holzkörpers bemerkt, daß dieselben — abgesehen von der Periode größter Saftfülle — neben Wasser auch Luft führen. Diese Tatsache ist das Ergebnis unmittelbarer Beobachtung an einer großen Anzahl von Holzzapfen, die ich durch den in forstmännischen Kreisen wohlbekannten „Zuwachsbohrer“ aus Pinus silvestris Fagus silvatica und anderen einheimischen Bäumen herausbohren ließ. Die in jenen toten Elementen des Holzkörpers eingeschlossene

Luft befindet sich in verschiedenen Spannungszuständen, was schon aus dem bald sehr energischen, bald auch sehr schwachen Saugen frischer Schnittflächen geschlossen werden kann.

Es ist nun von Wichtigkeit zu ermitteln, wie die Luftblasen und Wassersäulen im Holzkörper verteilt sind, und in welchem Verhältnis ihre Volumina zueinander stehen. Nach Hartigs wertvollen Untersuchungen der Tracheiden von Koniferen enthalten die Höhlungen 15—40% Luft. Bei unseren Laubhölzern konnte ich nachweisen, daß sich in jedem Gefäß eine Jaminsche Kette befindet, deren Luftblasen in den untersuchten Fällen durchschnittlich 0,33 mm lang waren, während die damit alternierenden Wassersäulen nur eine Länge von ungefähr 0,14 mm erreichten. Je eine Wassersäule und eine Luftblase erfordern also zusammen eine Röhrenlänge von 0,47 oder rund 0,5 mm.

Verhalten der Jaminschen Kette.

Um nun die Bewegungsvorgänge, die infolge von Druckdifferenzen in der Jaminschen Kette stattfinden, einigermaßen beurteilen zu können, ist vor allem eine annähernde Bestimmung der Widerstände nötig, die einer Verschiebung der Wassersäulen entgegenwirken. An Holzstücken von 4—12 cm Länge versuchte ich zu ermitteln, welche Druckhöhe ausreicht, um die Jaminsche Kette in Bewegung zu setzen und folglich am abgekehrten Ende einen mehr oder weniger lebhaften Luftaustritt hervorzurufen. Ist die Druckhöhe gegeben und die mittlere Länge der Luftblasen und Wassersäulen bekannt, so läßt sich hieraus der Widerstand für die einzelnen Wassersäulen berechnen.

Es sei z. B. die gefundene Druckhöhe 1200 mm Wasser, die Länge des benutzten Holzstückes 100 mm, diejenige eines Gliederpaares in der Jaminschen Kette, d. h. einer Wassersäule und einer Luftblase 0,5 mm; dann ist die Gesamtzahl der Gliederpaare und folglich auch der Wassersäulen in jedem Gefäß 200, und der Widerstand für das einzelne Gliederpaar berechnet sich auf 1200 mm : 200 = 6 mm, d. h. er hält einer Wassersäule von 6 mm das Gleichgewicht.

Als Beispiel diene das Ergebnis eines Versuches an Fagus silvatica. An einem 120 mm langen, frisch ausgegrabenen Wurzelstück rief eine Wassersäule von 1200 mm eine lebhafte Luftströmung hervor, während bei 600 mm Druck nur ein äußerst spärlicher Austritt von Luftblasen erfolgte. Betrachten wir die erstgenannte

Ziffer als maßgebend und setzen wir die Länge eines Gliederpaares = 0,5 mm, so ergeben sich 120 : 0,5 = 240 Gliederpaare und pro Paar ein Widerstand von 1200 mm : 240 = 5 mm Wasser.

Welches sind nun die Vorgänge, die sich in der Jaminschen Kette infolge von Saugwirkungen an einem Ende derselben abspielen? Bei einer solchen Kette einfachster Art in aufrechter Stellung seien Luftblasen und Wassersäulen unter sich gleich, jede 1 mm lang. Die Weite der Röhren betrage 0,05 mm und der Widerstand eines Gliederpaares (d. h. zweier Menisken) 9 mm Wasserdruck. Zu dieser Größe kommt für die lotrechte Stellung der Kette noch das Eigengewicht einer Wassersäule (= 1 mm) hinzu, so daß sich der Gesamtwiderstand auf 10 mm beläuft.

Nun denke man sich die so beschaffene Kette längere Zeit einer starken Saugwirkung ausgesetzt, die vorläufig nur auf die oberen Gliederpaare beschränkt sein soll. Zahlreiche Wassersäulen sind bereits verschwunden und die Spannung der Luftblasen hat schon einen sehr niedrigen Grad erreicht. Wir wollen annehmen, diese Spannung betrage in der obersten Luftblase, in Wasser ausgedrückt, 10 mm, d. h. ungefähr $^1/_{1000}$ einer Atmosphäre. Die nächste Luftblase hat dann eine Spannung, die um den Widerstand der dazwischenliegenden Wassersäule, d. h. um 10 mm höher ist; dasselbe gilt auch von der zweit- und drittfolgenden usw. Wir erhalten also für die Spannungen der sukzessiven Luftblasen nach stattgefundener Saugwirkung folgende Reihe, in der die Ziffern den der Spannung entsprechenden Wasserdruck in mm bezeichnen:

10, 2.10, 3.10, 4.10, 5.10 . . . . . n. 10.

Im letzten Gliede rechts, also im n^{ten} der Reihe, sei die Spannung der Luft wieder derjenigen der Atmosphäre gleich, also rund = 10 m oder 10000 mm; $n \times 10$ ist also = 10000, n = 1000, d. h. die 1000. Luftblase, von oben gerechnet, zeigt wieder die normale Spannung.

Zur annähernden Bestimmung der räumlichen Ausdehnung der Luftblasen kann man nun als Ausgangspunkt das arithmetische Mittel der Spannungen in den Luftblasen nehmen und die Längenausdehnung unter der Voraussetzung berechnen, daß die Zu- und Abnahme in arithmetischer Progression erfolgt. Das arithmetische Mittel aus den sukzessiven Spannungen unserer Reihe beträgt 5005 mm, also rund eine halbe Atmosphäre. Die Luftblasen haben demnach durchschnittlich halbe Normalspannung und folglich doppelte Länge. Diese Durchschnittswerte entsprechen zugleich dem mittleren Gliede der Kette, also der 500. Luftblase. Wenn aber diese

Luftblase bei halber Spannung doppelte Länge besitzt, so steigert sich diese Länge von da bis zum oberen Ende auf das Vierfache. Die oberste Luftblase ist somit 4 mm, die 500ste 2 mm, die 1000ste (wie alle folgenden) = 1 mm lang. Innerhalb der Verschiebungszone enthält also die Kette 1000 Luftblasen von durchschnittlich 2 mm Länge und 1000 Wassersäulen à 1 mm, so daß sich der Wirkungsbereich der Saugung auf 3 m erstreckt.

Es sei noch ausdrücklich bemerkt, daß diese Betrachtungsweise nicht streng richtig ist, jedoch zur vorläufigen Orientierung genügt. Genauer ist das folgende Verfahren.

Wenn man von der Annahme ausgeht, daß die Spannung von unten nach oben in jedem folgenden Gliede um eine bestimmte Größe kleiner ist als im vorhergehenden, gestaltet sich die Berechnung der wirklichen Längen der Luftblasen in strengerer Form folgendermaßen.

Gegeben sei eine vielgliederige Jaminsche Kette, deren Wassersäulen und Luftblasen ursprünglich eine Länge von 1 mm haben. Der Widerstand eines Meniskenpaares sei 5 mm Wasser. Infolge einer starken Saugung am oberen Ende wird die Spannung der nächstliegenden Luftblase auf einen kleinen Bruchteil der Normalspannung, den wir willkürlich zu 250 mm annehmen, herabgesetzt, und wir erhalten dann für die sukzessiven Luftblasen die Spannungsreihe 250, 255, 260, 265..... 9990, 9995. Demgemäß ergeben sich für die Längen der Luftblasen die Werte:

$$\frac{10000}{250}, \frac{10000}{255}, \frac{10000}{260} \cdots \frac{10000}{9990}, \frac{10000}{9995}$$

oder in einfacherer Form:

$$10000\left[\frac{1}{250}+\frac{1}{255}+\frac{1}{260}\cdots\frac{1}{9990}+\frac{1}{9995}\right]$$

und nach weiterer Vereinfachung

$$2000\left[\frac{1}{50}+\frac{1}{51}+\frac{1}{52}\cdots\frac{1}{1998}+\frac{1}{1999}\right]$$

Zur Veranschaulichung dieser Zahlenverhältnisse diene die folgende Figur 50.

Die Abszissenachse AB stelle in verjüngtem Maßstabe (1 : 0,03) die gegebene Jaminsche Kette dar. Hundert Gliederpaare nehmen in der Figur eine Länge von nur 6 mm ein, während sie in Wirklichkeit schon bei Normalspannung 200 mm ausfüllen.

Die Ordinaten, welche die durch Saugung vergrößerten Luftblasenlängen veranschaulichen, sind zur Verdeutlichung der Abstu-

fungen in fünffachem Maßstabe aufgetragen. Die ursprüngliche Länge am unteren Ende der Kette (in der Figur rechts bei $\frac{1}{1999}$) beträgt hiernach 5 mm; die durch Saugung vergrößerten Längen (6, 7, 8, 10, 13 usw.) sind den bezüglichen Ordinaten beigesetzt. Auf der Horizontalen CD findet man die Spannungen der Luftblasen, welche den Längen umgekehrt proportional sind, für die wichtigeren Ordinaten in Bruchteilen des Atmosphärendruckes angegeben.

Betrachten wir jetzt die Kurve, welche die Endpunkte der Ordinaten miteinander verbindet, etwas näher, so zeigt sich sofort, daß die Krümmung derselben von ihrem tiefsten Punkte bei B bis zu der mit 20 bezeichneten Ordinate, welche der Spannung $\frac{1}{4}$ entspricht, nur eine verhältnismäßig

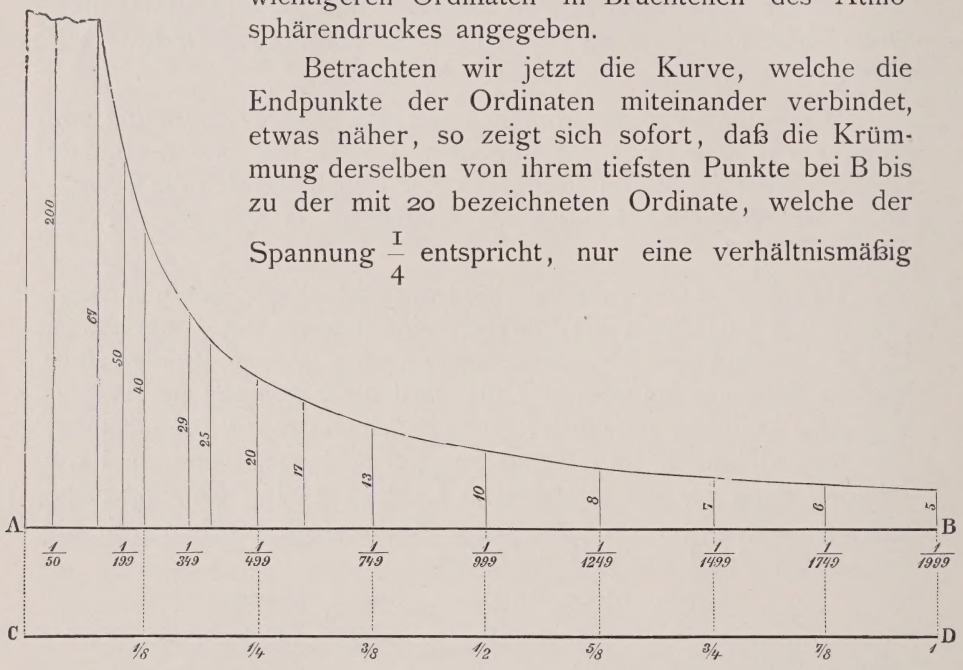


Fig. 50.

geringe ist. Hätten die Abszissen ihre wirkliche Länge, welche die in der Figur gegebene um mehr als das Dreißigfache übertrifft, oder wären sie, wie die Ordinaten bei fünffacher Vergrößerung dargestellt, so würde die Abweichung von der geraden Linie noch viel weniger auffallen. Für die genannte Strecke könnte demnach unsere Kurve, da es sich ja doch nur um approximative Berechnungen handelt, ohne Bedenken durch eine gerade Linie ersetzt werden. Damit ist zugleich gesagt, daß meine oben angeführte erste Betrachtungsweise sich innerhalb der bezeichneten Grenzen als zulässig herausstellt.

Wo dagegen die Luftverdünnung einen höheren Grad erreicht, wie dies für die linke Randpartie unserer Figur vorausgesetzt ist,

da steigt die Kurve so rasch in die Höhe, daß hier ein anderes Verfahren geboten erscheint.

Es ist daher von Wichtigkeit festzustellen, wie hoch der Grad der Luftverdünnung in zwei- bis vierjährigen Zweigen überhaupt anzunehmen sei. Die einjährigen beblätterten Triebe mögen dabei außer Betracht bleiben, da die Wassersäulen der Jaminschen Kette hier zeitweilig zum großen Teil vollständig verschwinden, statt bloß verschoben zu werden. Ich schlug bei diesen Messungen zunächst folgendes Verfahren ein: Die Zweige wurden in einen mit Petroleum gefüllten Kasten herabgebogen und dann mit der Doppelschere durchschnitten, so daß Öl von beiden Schnittflächen aus in die Gefäße des zwischenliegenden Stückes eindringen konnte. Um die eingedrungene Flüssigkeit unter dem Mikroskop leichter erkennen zu können, wurde dem Öl so viel feingesiebte Tierkohle zugesetzt, daß die Mischung eine dunkle, fast schwarze Färbung erhielt. Vor dem Versuche wurde sie jedesmal frisch aufgerührt, um eine möglichst gleichmäßige Verteilung der Kohle zu erzielen.

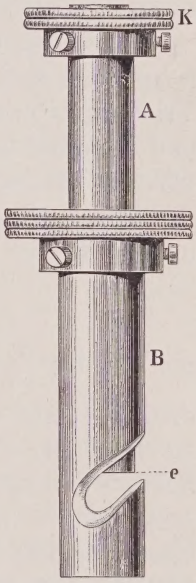


Fig. 51.

Dies Verfahren erwies sich indessen als mangelhaft. Nicht nur, daß der Schnitt der Doppelschere, der kein scharfer war, Quetschungen mit sich brachte, welche das sofortige Eindringen des Öls erschwerten, das herausgeschnittene Zweigstück blieb auch zuweilen in der Schere eingezwängt. Deshalb habe ich bei späteren Beobachtungen einen eigens hierfür konstruierten Apparat (Fig. 51) benutzt, welcher bei leichter Handhabung ziemlich scharf abgeschnittene Versuchsobjekte lieferte. Derselbe besteht im wesentlichen aus zwei Stahlröhren A und B, von denen die eine in der anderen verschiebbar ist. Die innere dieser Röhren ist am unteren Ende e vom Lumen aus zugeschärft, so daß die Wand hier eine kreisförmige Schneide bildet; die äußere besitzt bei e einen seitlichen Einschnitt, in welchen der als Versuchsobjekt gewählte Zweig zu liegen kommt. Ein Druck auf den Kopf K der inneren Röhre, verbunden mit einer leichten Drehung, genügt alsdann, um den gewünschten Doppelschnitt unter Öl oder Quecksilber auszuführen.

Die Untersuchung der herausgeschnittenen Zweigstücke ist übrigens auch bei vollem Gelingen der Schnittoperation mit man-

cherlei Umständlichkeiten verknüpft. Es ist in der Regel nicht möglich, das Eindringen der Flüssigkeit von den Schnittflächen aus an einem und demselben Gefäß zu beobachten; man wird sich also in den meisten Fällen darauf beschränken müssen, Messungen an verschiedenen Gefäßen anzustellen und dieselben nach bestem Ermessen zu kombinieren. Auch die Länge der Glieder in der zusammengeschobenen Jaminschen Kette läßt sich nur durch Beobachtungen an beliebigen, hierfür geeigneten Stellen annähernd bestimmen. Genaue Resultate sind folglich auf diesem Wege nicht zu erwarten; es ist aber immerhin möglich festzustellen, daß ein gewisses Maximum der Luftverdünnung nicht überschritten wird.

Das Resultat dieser Beobachtungen läßt sich dahin zusammenfassen, daß die Luftverdünnung in den Gefäßen zwei- bis vierjähriger Triebe gewöhnlich schon bei $^1/_3$ der Normalspannung stehen bleibt und voraussichtlich nur selten unter $^1/_4$ bis $^1/_5$ des Atmosphärendruckes herabgeht.

Nach dieser Feststellung ist es erlaubt, bei der Berechnung unserer Reihe

$$2000\left[\frac{1}{50}+\frac{1}{51}+\frac{1}{52}\cdots\frac{1}{1998}+\frac{1}{1999}\right]$$

die Glieder $\frac{1}{50}$ bis $\frac{1}{400}$ zu vernachlässigen. Die Summation ergibt dann die Zahl 1,6046. Um hieraus die Summe der Luftblasenlängen zu erhalten, vollzieht man noch die Multiplikation mit dem der Klammer vorgesetzten Koeffizienten 2000. Man erhält als Produkt 3209,2 mm = 3,21 m. Dazu kommen dann noch die mit den Luftblasen alternierenden 1599 Wassersäulen von je 1 mm Länge, zusammen also mit einer Gesamtlänge von 1,59 m, so daß die ganze Tragweite der Saugung sich auf 4,79 m berechnet.

Man kann diese Berechnung auch mit Hilfe der Quadratur der Hyperbel ausführen. Die Kurve Fig. 50, welche die Luftblasenlängen darstellt, erweist sich nämlich bei näherer Betrachtung als eine gleichseitige Hyperbel, deren Ordinaten der Gleichung $y = \frac{a^2}{x}$ entsprechen. In unserer Figur ist für $x = 30$ mm die zugehörige Ordinate = 20 mm, und ebenso erhält man für $x = 60$, 90 und 120 mm die respektiven Werte $y = 10$, $6^2/_3$ und 5 mm. Hiernach ist a^2 in diesem konkreten Falle = 600.

Wir berechnen jetzt nach bekannter Integralformel die Fläche F, welche zwischen den Ordinaten für $x = 24$ und $x = 120$ (wir lassen wieder die Luftblasen, deren Spannung weniger als $^1/_5$ At-

mosphäre beträgt, außer Betracht) liegt und im übrigen nach oben und unten von der Kurve und der Abszissenachse begrenzt wird. Es ist

$$\int_{24}^{120} \frac{a^2\,dx}{x} = a^2 \text{ log. nat. } \frac{120}{24}$$

$$= 600 \text{ log. nat. } 5$$
$$= 600 \cdot 1{,}609439$$
$$= 965{,}66 \text{ qmm}$$

Erwägen wir nun, daß in unserer Figur 100 Luftblasen mit den dazwischenliegenden Wassersäulen nur eine Abszissenlänge von 6 mm einnehmen würden, so brauchen wir den Ordinaten der berechneten Fläche bloß eine Breite von 0,06 mm zuzuschreiben, um damit diese ganze Fläche vollständig auszufüllen. Dividieren wir also den Flächeninhalt F durch 0,06, so gibt der Quotient die Gesamtlänge aller Ordinaten in der Figur, und da dieselben bei 5maliger Vergrößerung dargestellt sind, so ist bloß noch eine Reduktion auf $^1/_5$ notwendig, um den wirklichen Wert zu erhalten. Dieser beträgt hiernach

$$\frac{965{,}66 \times 100}{6 \quad 5} = 3218 \text{ mm} = 3{,}22 \text{ m}.$$

Durch die direkte Summation wurden oben 3,21 m gefunden.

Berechnet man die Tragweite der Saugung für eine Jaminsche Kette, deren Glieder bei Normalspannung nur 0,5 mm lang sind (alle übrigen Verhältnisse seien unverändert), so findet man als Resultat 2,4 m.

Beträgt die Länge der Glieder $^1/_3$ mm, der Widerstand eines Meniskenpaares unter Hinzurechnung des Eigengewichts der dazwischenliegenden Wassersäule = 3 mm, so erhält man eine Verschiebungszone von 2,73 m. Setzt man die ursprüngliche Länge der Wassersäulen und Luftblasen = 10 mm, den Widerstand eines Meniskenpaares = 5 mm und als Minimum der Spannung $^1/_5$ des Atmosphärendruckes, so berechnet sich die Tragweite der Saugung auf 33,689 m.

Es ergibt sich hieraus, daß die Länge der Glieder in der Jaminschen Kette für die Tragweite der Saugung von maßgebender Bedeutung ist. Wenn auch meine Beobachtungen über die Längen der Luftblasen und Wassersäulen in den Gefäßen ziemlich verschiedene Werte für die mittleren Längen in Zweigen und Ästen ergeben haben, so stimmen sie doch alle darin überein, daß sie als durchschnittliche Länge stets nur einen Bruchteil eines Millimeters

ergeben, eine Tatsache, welche bei der Beurteilung der Saugwirkung nicht übersehen werden darf.

Wir können also annehmen, daß die Kettenlängen bis zu dem Punkte, wo die Verschiebung der Wassersäulen = Null ist, nicht über 2—3 m hinausgehen.

Da nun die obersten Wassersäulen der Jaminschen Ketten im allgemeinen stets in den jüngsten Teilen der Baumkrone liegen, so bleibt die durch die Transpiration bedingte Saugwirkung in der Jaminschen Kette nur auf die Äste beschränkt und reicht selten über die Basis der Krone herab.

Das Wassernetz im Tracheidensystem des Holzkörpers.

Mit den Gefäßröhren, in denen Wassertropfen und Luftblasen sich zur kontinuierlichen Kette aneinanderreihen, sind nicht zu verwechseln die ringsum geschlossenen Tracheiden (und Libriformzellen), obwohl sie gleichfalls ein bewegliches System von Wasser und Luft enthalten. Die Luftblasen in den Tracheiden nehmen aber nicht, wie die Wassertropfen, an der Bewegung des Saftsteigens teil. Daher quillt beim Bluten der Baumstumpfe meist nur Saft ohne alle Luftblasen hervor, selbst wenn Gefäße und Libriform reichlich Luft führen.

Die Luftblasen im Tracheidensystem mögen sich je nach den Druckverhältnissen oder infolge von Temperaturschwankungen vergrößern oder verkleinern, aber sie bewegen sich in keinem Falle von der Stelle.

Die Strömungsbahnen des wässerigen Zellsaftes bilden hiernach bei ausreichender Saftfülle ein ununterbrochenes Netzwerk, in dem die Bewegung von unten nach oben einmal die Reibungswiderstände der eingeschalteten Membranen und außerdem den hydrostatischen Gegendruck des Saftes zu überwinden hat. Der letztere ist durch die Niveaudifferenz zwischen Gipfel und Basis des gegebenen Sprosses bestimmt. Er erreicht bei hohen Bäumen den Betrag von mehreren Atmosphären.

Über den Widerstand der Membranen in der Stromrichtung, welche beim Saftsteigen vorzugsweise in Betracht kommt, geben sowohl direkte Filtrationsversuche, als auch das Theodor Hartigsche Experiment die erforderlichen Anhaltspunkte. Man findet, daß schon ein Druck von 1,2 m Wasser genügt, um ein 10 m langes Wassernetz langsam zu verschieben. Aber natürlich ist die Kontinuität der Wasserfäden Bedingung dieser Verschiebbarkeit.

Sobald der Luftgehalt des Gewebes in solchem Maße zunimmt, daß das Maschenwerk der Fäden durch Diaphragmen von Luftblasen in isolierte Teilstücke zerlegt wird, hört die Beweglichkeit auf und kann dann nur durch Steigerung des Wassergehaltes wieder hergestellt werden.

Das Theodor Hartigsche Experiment ist bezüglich der Abstufungen im Erfolge besonders instruktiv. Es wird bekanntlich so ausgeführt, daß man auf die obere Querschnittsfläche eines frischen Aststückes einen Tropfen Wasser bringt und dann beobachtet, ob auf der unteren Schnittfläche ein ungefähr gleich großer Tropfen hervorquillt. Ist der Saftgehalt des Versuchsstückes groß genug, so kommt der Tropfen am unteren Ende sofort zum Vorschein, weil das zusammenhängende Wassernetz im Holze infolge seines Eigengewichtes unverzüglich zu sinken beginnt, wenn die Menisken an der oberen Schnittfläche durch Befeuchtung derselben beseitigt und folglich ihre Tragkraft vernichtet wird. Ist dagegen das Holzstück wasserarm, das Wassernetz nicht mehr kontinuierlich und die Luft etwas verdünnt, so wird der oben aufgesetzte Tropfen rasch eingesogen, ohne daß am unteren Ende irgend eine Veränderung zu beobachten wäre. Man muß alsdann nicht selten eine größere Anzahl von Tropfen zur Benetzung verwenden, um endlich auf der unteren Schnittfläche ein deutliches Schwitzen hervorzurufen. Zur eigentlichen Tropfenbildung kommt es in diesem Falle nicht leicht. Zwischen diesen Extremen gibt es natürlich mannigfache Übergänge.

Von einer Saugwirkung auf größere Strecken kann unter solchen Umständen im Tracheidensystem nur so lange die Rede sein, als die Kontinuität des Wassernetzes erhalten bleibt. Sobald dasselbe von Luftwänden quer durchsetzt und in kurze Teilstücke aufgelöst wird, ist die Beweglichkeit so gut wie aufgehoben; denn die Membranen sind für Luft fast undurchlässig.

Aber auch unter günstigen Verhältnissen, selbst im Maximum der Saftfülle, ist die Saugwirkung eine begrenzte, weil die Luftverdünnung im Tracheidensystem keinen höheren Grad erreicht als in der Jaminschen Kette, die Minimalspannung also auf etwa $^1/_3$ bis $^1/_4$ Atmosphäre zu veranschlagen ist. Für 2- bis 4jährige Zweige ist dies wohl schon als Extrem zu bezeichnen. Es kann somit nur ein Überdruck von $^2/_3$ bis $^3/_4$ Atmosphäre wirksam werden, was einer Wassersäule von ca. 6,6 bis 7,5 m entsprechen würde. Davon sind jedoch mindestens 1,2 m oder wohl richtiger etwa 1,5 m wegen der Widerstände der Zellmembranen abzuziehen,

so daß die Tragweite der Saugwirkung oder, was dasselbe ist, die Steighöhe des kontinuierlich gedachten Wassernetzes nicht über 5 bis 6 m hinausgeht und wahrscheinlich auch diesen Betrag nur selten erreicht.

Wir gelangen also wieder zu dem Ergebnis, daß die Luftverdünnung, welche infolge der Transpiration eintritt, auch im Tracheidensystem nicht ausreicht, um die Wasserbewegung in höheren Bäumen zu erklären.

Diese Schlußfolgerung besteht natürlich auch dann zu Recht, wenn — wie bei den Laubhölzern — Gefäße, Tracheiden und Libriform an der Wasserleitung beteiligt sind.

An dieser Auffassung glaube ich festhalten zu sollen, obschon in neuerer Zeit besonders Alfred J. Ewart (Annals of Botany XIX) wieder für den Gedanken des Überfließens von Tropfen zu Tropfen eingetreten ist. Seine Darstellung erscheint aber wenig einleuchtend.

Untersuchungen über die Mitwirkung lebender Zellen.

Verschiedentlich sind neuerdings Versuche mit Pflanzen oder Pflanzenteilen angestellt worden, deren Achsenorgane eine Strecke weit getötet waren, meist in der Absicht, die Frage zu entscheiden, ob die Mitwirkung lebender Zellen bei der Wasserbewegung notwendig sei oder nicht. Es ist klar, daß ein getötetes, aber noch safterfülltes Stengel- oder Wurzelstück, so lange es nicht durch Thyllen oder Gummi verstopft wird, nach wie vor die Fähigkeit besitzt, Wasser in der Längsrichtung zu leiten, und daß diese Leitung in Wirklichkeit eintreten muß, sobald von dem einen Ende her Saugung stattfindet.

Strasburger tötete seine Versuchspflanzen (Wistaria, Hedera usw.) auf einer Strecke von 10 m Länge, und als nach dem Aufrichten derselben der unversehrt gebliebene, belaubte Gipfel noch ein paar Tage am Leben blieb und seine Saugkraft auf den getöteten Stengelteil und ebenso auf die Eosinlösung, in welche derselbe nach dem Abschneiden gestellt wurde, geltend machte, da war nach seiner Darstellung der Beweis erbracht, daß eine Mitwirkung lebender Zellen beim Saftsteigen nicht stattfindet.

Über diese Schlußfolgerung hat sich vor kurzem bereits Pfeffer in folgenden Worten ablehnend ausgesprochen: „Doch ist in diesen Versuchen (Strasburgers) nicht die ausreichende Umsicht und Kritik angelegt, durch welche sie allein beweiskräftig werden könnten. Übrigens hat Strasburger nicht versucht, durch geistige Verarbeitung seines Materials das Zustandekommen der Wasserbewegung kausal aufzuklären.“

Strasburgers Versuche mit farbigen Lösungen leiden hauptsächlich an zwei Fehlern. Der eine liegt im Zustandekommen zusammenhängender Flüssigkeitsfäden beim Eintauchen der abgeschnittenen Zweige oder Stämme in Wasser und dann in die betreffende Lösung. Dadurch werden nämlich Bedingungen für die Saugung hergestellt, die im lebenden Baumstamm höchstens zur Zeit der größten Saftfülle, nicht aber während der Sommermonate, gegeben sind. Der andere Fehler liegt in der Voraussetzung, daß der Luftdruck das Wasser nicht über 10 m emporheben könne. Das ist richtig für zusammenhängende Wassersäulen, aber unrichtig in allen den Fällen, wo diese Wassersäulen nach oben in eine Jaminsche Kette übergehen. In einem solchen Falle hängt die Grenze der Saugwirkung von der Länge der Glieder ab, aus denen die Kette besteht. Die maximale Steighöhe kann alsdann unter Umständen, wenn die Glieder lang genug sind, wohl 13 bis 14 m erreichen.

Die Kohäsion des Wassers wirkt nicht bewegend in ähnlichem Sinne wie etwa die Luftverdünnung; ihre Bedeutung kann nur darin bestehen, daß sie eine durch Saugung verursachte Bewegung über eine längere Strecke ermöglicht, als dies sonst der Fall sein würde. Ich halte die Versuche von Dixon und Joly, soweit sie sich auf die Kohäsion des Wassers beziehen, für einwandsfrei. Es darf als erwiesen betrachtet werden, daß das Maß dieser Kohäsion ein viel höheres ist, als früher angenommen wurde. Mit der Verwendung dieser Tatsache zur Erklärung des Saftsteigens, wie sie von verschiedenen Autoren versucht wurde, bin ich jedoch nicht einverstanden, weil die Voraussetzung kontinuierlicher Wasserfäden, die von den Zweigspitzen bis zu den Wurzelenden reichen sollen, mit den Beobachtungstatsachen im Widerspruch steht.

Aber selbst angenommen, die Kontinuität des Wassernetzes sei gegeben, so beruht doch die Vorstellung, daß lange, den ganzen Baum durchziehende Wasserfäden durch Luftdruck oder, wie Askenasy will, durch die Imbibitionskraft der Zellwände gehoben werden können, auf Illusion. Bezüglich des Luftdruckes erscheint mir jede weitere Erörterung überflüssig, da die tatsächlichen Leistungen desselben hinlänglich bekannt sind; und was die Imbibitionskräfte nichtgesättigter Membranen betrifft, so lehren die Trockenäste und ebenso die Beobachtungen an welkenden Sprossen, daß diese Kräfte nicht ausreichen, um auch nur auf einen Meter Entfernung das in Membranen oder im Lumen der Zellen enthaltene Wasser in Bewegung zu setzen.

Bezüglich der Frage, ob die lebenden Zellen beim Saftsteigen mitwirken oder nicht, scheinen mir die neuesten Versuche von Ursprung, welche in bejahendem Sinne ausfielen, beweiskräftiger zu sein, als die vorhin genannten. Diese Versuche wurden in der Weise ausgeführt, daß Stammorgane, z. B. Äste von Bäumen, eine Strecke weit mit heißem Wasser oder Wasserdampf abgetötet wurden, während der obere Teil mit seinen Blättern und Seitensprossen intakt blieb. Statt der Abtötung wurde die Lebenstätigkeit des Holzparenchyms zur Abwechslung auch durch andere Mittel, z. B. durch Äther oder durch Abkühlung auf niedere Temperaturen ausgeschaltet. In allen Fällen ergab sich, daß solche Stammorgane nach verhältnismäßig kurzer Zeit vollständig verdorrten, offenbar wegen ungenügender Wasserzufuhr.

Die Ausschaltung der lebenden Zellen in den Leitungsbahnen, wenn auch nur auf einer kurzen Strecke, wirkt also hemmend auf die Wasserbewegung ein und verursacht baldiges Welken und Absterben der Versuchsobjekte.

An der Vorstellung, daß die Lebenstätigkeit der Zellen irgendwie in die Saftbewegung eingreift, ist hiernach unbedingt festzuhalten. Ohne dieses Eingreifen ist die Hebung des Wassers auf Höhen von 150 bis 200 Fuß und darüber einfach unmöglich, und alle Bemühungen, die vorhandenen Schranken mit unklaren physikalischen Annahmen zu durchbrechen, sind nicht viel mehr als ein Suchen nach dem Stein der Weisen.

Selbst wenn wir beim Saftsteigen bloß den ersten Schritt ins Auge fassen, von dem bis jetzt noch gar nicht die Rede war, nämlich die Wasserbewegung von den Wurzelhaaren bis zu den Gefäßen des Wurzelkörpers und das Emporsteigen des Wassers in denselben, so ist schon dieser einfache Vorgang ohne Mitwirkung der Lebenstätigkeit unerklärlich.

Es begegnet uns immer wieder, so oft wir die Vorgänge in lebenden Organen näher verfolgen, neben der Wirkung physikalisch bekannter Faktoren ein unbekanntes Etwas, die Lebenstätigkeit des Plasmas, deren Mechanik zurzeit noch vollständig im Dunkeln liegt.

Anmerkung.

Die Mitteilungen von Alfred J. Ewart (Proc. r. soc. 1907), wonach eine stromerzeugende Kraft von 100 Atmosphären erforderlich sein soll, um die Wasserbewegung mit der gegebenen Geschwindigkeit zu bewirken, stimmen mit der von Schwendener vertretenen Ansicht insofern überein, als die bekannten physikalischen Kräfte als unzureichend bezeichnet werden. Wenn dann aber

hinzugefügt wird, daß in den lebenden Zellen osmotische Kräfte wirksam sein müßten, wie sie etwa einer 28prozentigen Salpeterlösung zukommen, so ist diese Schätzung illusorisch. So große Kräfte sind tatsächlich nicht vorhanden, und doch wird das Defizit der physikalischen Leistungen durch die lebenden Zellen gedeckt, wir wissen nur nicht wie.

Wichtigere Literatur.

Askenasy, E., Beiträge zur Erklärung des Saftsteigens. Verh. d. nat. Ver. zu Heidelberg 1896.

Böhm, J., Über die Funktion der vegetabilischen Gefäße. Bot. Ztg. 1879.

— Abhandlungen in den Landwirtsch. Versuchstationen, Bd. XX. 1877.

— Forschungen auf dem Gebiete der Agrikulturphysik, Bd. I. Bot. Ztg. 1881.

Dixon, H. H., and J. Joly, On the ascent of sap. Philoph. Transact. of the Royal Society of London, 1895.

Elfving, Über den Transpirationsstrom in den Pflanzen. Acta Soc. Scient. Fenn. T. XIV. 1884.

— Über die Wasserleitung im Holz. Bot. Ztg. 1852.

Ewart, J., On the Ascent of Water in Trees. Annales of Botany, Bd. XIX. 1905 und Proc. r. soc. 1907 ser. B.

Godlewski, Zur Theorie der Wasserbewegung in den Pflanzen. Pringh. Jahrb. Bd. XV., Heft 4, 1884.

Hartig, Rob., Über die Verteilung der organischen Substanzen, des Wassers und Luftraumes in den Bäumen. Unters. aus dem forstbot. Inst. zu München, Heft II.

— Zur Lehre von der Wasserbewegung in transpirierenden Pflanzen. Ebendaselbst Heft III.

— Über die Wasserbewegung in den Pflanzen. Bot. Ztg. 1883.

Hartig, Th., Über die Bewegung des Saftes in den Holzpflanzen. Bot. Ztg. 1858.

Höhnel, Fr. v., Über den negativen Druck der Gefäßluft. Wissensch.-praktische Untersuchungen auf dem Gebiete des Pflanzenbaues, herausgegeben von Fr. Haberlandt, Bd. II. 1887.

— Beiträge zur Kenntnis der Luft- und Saftbewegung in der Pflanze. Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XII. 1879.

Janse, Die Mitwirkung der Markstrahlen bei der Wasserbewegung im Holze. Ebenda, Bd. XVIII. 1887.

Nägeli und Schwendener, Das Mikroskop, I. und II. Aufl.

Pappenheim, Eine Methode zur Bestimmung der Gasspannung. Bot. Zentralblatt, Bd. 49.

— Zur Frage der Verschlußfähigkeit der Hoftüpfel im Splintholze. Berichte der deutsch. Bot. Gesellsch. 1889.

Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie, 1881.

— Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. I. 1897.

— Studien zur Energetik der Pflanzen. Abh. d. math.-phys. Klasse d. K. Sächs. Ges. d. Wissensch., Bd. XVIII. 1892.

Sachs, Ein Beitrag zur Kenntnis des aufsteigenden Saftstromes in transpirierenden Pflanzen. Arb. des Bot. Inst. in Würzburg, Bd. II. 1882.

Scheit, M., Die Wasserbewegung im Holze. Vorläufige Mitteilung in Bot. Ztg. 1884.

— Beantwortung der Frage nach dem Luftgehalt des wasserleitenden Holzes. Jenaische Zeitschrift f. Naturwissensch., Bd. XVIII.

Schwendener, S., Untersuchungen über das Saftsteigen. Sitzungsberichte der Berliner Akademie d. Wissensch. 1886.

— Zur Kritik der neuesten Untersuchungen über das Saftsteigen. Sitzungsberichte d. Berliner Akademie d. Wissensch. 1892.

— Untersuchungen über das Saftsteigen. Gesammelte Bot. Mitteil., Bd. I. 1898 (1886).

— Zur Kritik der neuesten Untersuchungen über das Saftsteigen (1892). Gesammelte Bot. Mitteil., Bd. I. 1898.

— Weitere Ausführungen über die durch Saugung bewirkte Wasserbewegung in der Jaminschen Kette (1893). Gesammelte Bot. Mitteil., Bd. I. 1898.

Strasburger, E., Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Histologische Beiträge, Heft 3. 1891.

— Über das Saftsteigen. Ebenda, Heft 5. 1893.

Ursprung, A., Untersuchungen über die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen. Beitr. z. Bot. Zentralbl. 1904.

— Die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1906.

— Über die Ursache des Welkens. Beitr. z. Bot. Zentralbl. 1907.

Vesque, J., Recherches sur le mouvement de la sève ascendante. Ann. d. sc. nat. Bot. sér. b. t. XIX.

Westermaier, M., Zur Kenntnis der osmotischen Saugung des lebenden Parenchyms. Berichte d. Deutsch. Bot. Gesellsch. 1883.

— Über die Wanderung des Wassers im lebenden Parenchym. Sitzungsberichte d. Berliner Akademie d. Wissensch. 1884.

— Untersuchungen über die Bedeutung toter Röhren und lebender Zellen für die Wasserbewegung in der Pflanze. Sitzungsberichte der Berliner Akademie d. Wissensch. 1884.

Wieler, Über den Anteil des sekundären Holzes der dikotyledonen Gewächse an der Saftleitung und über die Bedeutung der Anastomosen für die Wasserversorgung der transpirierenden Flächen. Jahrb. f. Wissensch. Bot., Bd. XIX.

Zimmermann, A., Zur Kritik der Böhm-Hartigschen Theorie der Wasserbewegung. Berichte d. Deutsch. Bot. Gesellsch. 1883.

— Zur Godlewskischen Theorie der Wasserbewegung in den Pflanzen. Berichte d. Deutsch. Bot. Gesellsch. 1885.

Die Spaltöffnungen.

Die Spaltöffnungen sind schon längst anatomisch bekannt; aber sowohl Mohl, dem wir sorgfältige Untersuchungen auf diesem Gebiete verdanken, als auch die späteren Autoren unterließen es, auf die Frage nach der Wechselbeziehung zwischen Bau und Funktion der Spaltöffnungen einzugehen. Man wußte wohl, daß das Öffnen der Spalte durch eine Erhöhung des Turgors der Schließzellen hervorgerufen wird, aber man fragte nicht danach, welche anatomische Einrichtungen das Zustandekommen derselben ermöglichen.

Eigentümlichkeiten im Bau der Spaltöffnungen.

Wir wollen zunächst die Einrichtungen betrachten, die hauptsächlich das Funktionieren der Schließzellen bedingen. In neben-

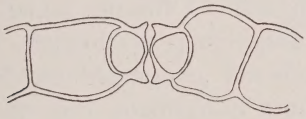


Fig. 52.

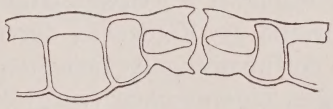


Fig. 53.

stehenden Figuren sind einige Querschnitte durch Spaltöffnungen abgebildet; die gewöhnliche Form, welche namentlich bei Mono- und Dikotylen mit schwachgebauter Epidermis häufig vorkommt, ist in Figur 52 (Canna indica) zu sehen. Rechts und links von den Schließzellen bemerken wir in der Epidermis öfter eine verdünnte Stelle, die entweder durch eine äußerst schmale Rinne in der dicken Außenwand hervorgerufen ist, oder auch durch eine breitere, gleichmäßig dicke Membranlamelle dargestellt wird, wie z. B. in Fig. 53 (Eriophorum alpinum), wo die ganze Außenwand der Nebenzelle eine solche dünne Lamelle ist. Im ersteren Falle ist bloß eine drehende Bewegung um die dünnste Stelle möglich; im anderen Falle ist die Erweiterung der eigentlichen Spalte mit einer Auswärtskrümmung der Lamelle, der Schluß der Spalte dagegen mit einer Streckung verknüpft. Wir können diese Einrichtungen als Hautgelenke der Spaltöffnungen bezeichnen. Diese haben bei sehr fest gebauten Blättern nur eine ganz geringe Beweglichkeit; aber bei allen Organen mit einer starken Epidermis kann man

doch immer eine solche weniger verdickte Stelle beobachten. Nur wenn die Außenwand der Epidermis sehr schwach ausgebildet ist, fehlt diese Einrichtung vollständig; sie ist in diesem Falle auch überflüssig, da die dünne Außenwand einem seitlichen Drucke leicht nachgibt.

Merklich abweichend von den erwähnten Formen sind die Spaltöffnungen von Allium Cepa (Fig. 54), Pinus Laricio usw., wo bei der vertieften Lage der Schließzellen und der außergewöhnlichen Dicke der Epidermisaußenwand die Schließzellen gleichsam

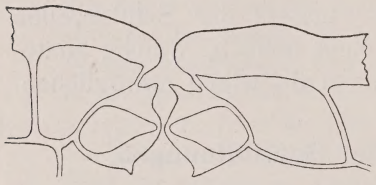


Fig. 54.

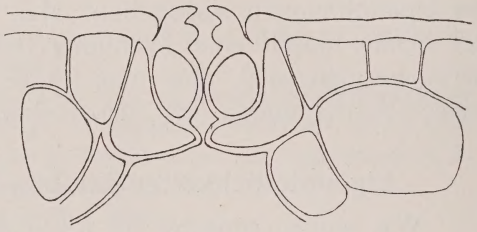


Fig. 55.

an den Rändern der Spalte oder der rundlichen Öffnung, welche die Außenwand der Epidermis durchsetzt, aufgehängt erscheinen. Eine solche Aufhängung ist manchen Pflanzen mit „eingesenkten" Spaltöffnungen eigentümlich (vergl. Rhizophora mucronata, Fig. 55, und Fusonia hakeaeformis, Fig. 56). Auch bei diesen Formen wird das Öffnen und Schließen der Stomata allein durch die obenbezeichneten gelenkartigen Verbindungen ermöglicht.

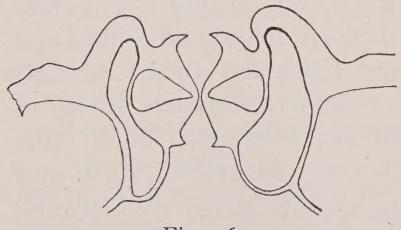


Fig. 56.

Die beigefügten Zeichnungen bringen auch eine zweite, für den Bau der Spaltöffnungen ebenso charakteristische Eigentümlichkeit zur Darstellung: die Rückenwand der Schließzellen erscheint in ihrer ganzen Ausdehnung oder wenigstens in einem Teile äußerst zart gebaut. Die Bedeutung dieser Einrichtung liegt darin, daß durch sie der diosmotische Verkehr zwischen der Schließzelle und der benachbarten Epidermiszelle erleichtert wird. Oft weist auch die chemische Beschaffenheit der Wand auf diese Aufgabe hin, wie z. B. bei Makrozamia cylindrica, Pinus Laricio und vielen anderen. Hier sind die Wände der Schließzellen stark kutikularisiert, und nur die eine Stelle, die in Fig. 57 (Makrozamia

cylindrica) mit i bezeichnet ist, besteht aus gewöhnlicher Zellulose und wird dementsprechend von konzentrierter Schwefelsäure gelöst.

Eigentümlich ist es ferner, daß auch auf der Bauchseite der Schließzellen nie eine verdünnte Stelle in der Wandung fehlt, aber allerdings in vielen Fällen bei verengtem Lumen der Schließzelle auf einen sehr schmalen Streifen reduziert ist. Abgesehen hiervon, besteht aber zwischen der verdünnten Membranstelle auf der Bauchseite und derjenigen auf der Rückenseite noch ein wesentlicher Unterschied. Wenn nämlich die Kutikula, was sehr oft eintritt, auch diesen Teil der Spaltöffnung bekleidet, dann ist sie auch an der verdünnten Stelle nicht unterbrochen. Schon aus dieser Tatsache, der Verkorkung der Bauchwand, erkennen wir, daß diese in keiner Beziehung zum Säfteverkehr steht. Der betreffende Membran-

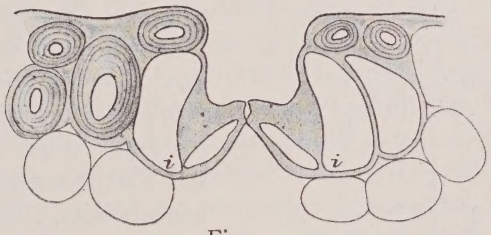


Fig. 57.

streifen hat vielmehr eine rein mechanische Aufgabe, indem er durch seine Biegsamkeit die Bewegung der Schließzellen erleichtert.

Auffallend ist endlich die starke Verdickung der Schließzellenmembran auf der Bauchseite, die Ausbildung von Verdickungsleisten, die nach Form, Stärke und Anordnung mannigfach variieren. Dieselben erscheinen in den Querschnittsansichten großlumiger Zellen mit zarter Rückenwand als drei- und viereckige Massen mit vorspringenden Hörnchen. Dieser eigentümliche Bau hat zur Folge, daß bei den Formveränderungen, welche die Erhöhung des Turgors hervorruft, nur eine stärkere Verlängerung der dünnwandigen Rückenseite bewirkt werden kann.

Experimentelle Prüfung.

Nachdem wir uns über die wichtigsten anatomischen Tatsachen orientiert haben, so weit sie bei den Funktionen der Schließzellen von Bedeutung sind, können wir nun in die experimentelle Prüfung der Bewegung eintreten.

Zu diesem Zwecke haben wir einen Vergleich zwischen der Form und der Dimension des Spaltöffnungsapparates in geöffnetem und geschlossenem Zustande anzustellen, oder näher ausgedrückt, zwischen den Schließzellen in gespanntem und spannungslosem Zustande. Spannungslose Schließzellen sind leicht zu beobachten; denn jeder Querschnitt einer Spaltöffnung zeigt in der Regel nur solche. Turgeszente Zellen kommen dagegen auf Flächenansichten häufiger vor.

Die Kombination der Querschnitte und Flächenansichten setzt eine genaue Kenntnis des anatomischen Baues voraus, da jede Linie in der Flächenansicht genau identifiziert werden muß mit der entsprechenden Stelle des Querschnittes. Die angestellten Messungen haben nun gezeigt, daß bei Amaryllis formosissima (Fig. 58) die Spalten im offenen Zustande eine Weite von 10 bis 12 μ und darüber hatten. Die Rückenwand der Schließzellen ist dann stark gewölbt, auch auf Flächenansichten fast halbkreisförmig, die Membran offenbar gespannt. Der Querdurchmesser des Lumens nimmt mit der steigenden Krümmung der Zelle bis zu einer gewissen mittleren Öffnung der Zentralspalte merklich zu, dann aber wieder ab. Die unverdickte Rückenwand dehnt und wölbt sich hierbei am meisten vor, während die Verdickungsleisten ihre Form nur wenig ändern.

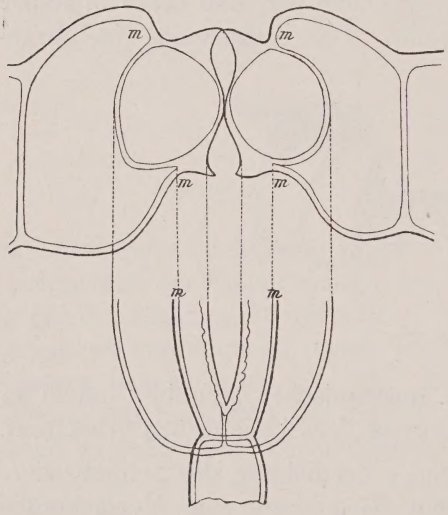


Fig. 58.

Die Länge des Spaltöffnungsapparates erfährt bei der Öffnung keine nennenswerte Veränderung; dagegen ist eine starke Erweiterung der Vorhofspalte mit einer merklichen Verkürzung ihres Längsdurchmessers verbunden.

Der Verschluß der Spaltöffnungen ist ein zweifacher, indem sowohl die Bauchwände der Schließzellen wie die Hörnchen der Querschnittsansicht sich paarweise berühren.

Der Winkel, den die Innenfläche der beiden Verdickungsleisten einer Schließzelle miteinander bilden, wird beim Öffnen

der Spalte verändert, indem die Leisten sich um die Mittellinien der Bauchseiten scharnierartig bewegen. Die verdickten Wandpartien mit dem zartwandigen Membranstreifen, der sie verbindet, verhalten sich hierbei wie die beiden Kartons einer Mappe, die in analoger Weise durch ein biegsames Leder- oder Leinwandband zusammengefügt sind und infolgedessen eine ähnliche, freilich viel ausgiebigere Bewegung gestatten.

Schon die Veränderungen in der Form der Spaltöffnungen, die beim Öffnen und Schließen derselben vorsichgehen, beweisen, daß das Volumen der Schließzellen bei offener Spalte größer ist als bei geschlossener. Diese Volumenzunahme kann nur durch Wasseraufnahme bedingt sein, und eine solche kann nur stattfinden, wenn die osmotische Kraft im Inhalt der Schließzellen größer wird. Ebenso ist klar, daß damit eine Steigerung des hydrostatischen Druckes und überhaupt des Turgors verknüpft sein muß.

Die Mechanik der Spaltöffnungen ist also im Grunde wenig kompliziert. Die Spalte ist im spannungslosen Zustande stets geschlossen; ändern sich jetzt die endosmotischen Bedingungen in dem Sinne, daß mehr Wasser in das Lumen der Schließzellen eindringt, dann dehnt sich jedes Flächenelement natürlich um so stärker aus, je geringer der in demselben vorhandene Widerstand ist. Da nun die Verdickungsleisten vermöge ihrer größeren Querschnittsfläche einer Dehnung den größten Widerstand entgegensetzen, so erfährt die ganze Bauchseite nur eine geringe, die Rückenseite dagegen eine viel stärkere Verlängerung. Es tritt folglich eine Krümmung ein, und diese ist für das Spiel des Spaltöffnungsapparates entscheidend. Die übrigen Formveränderungen, wie z. B. die Zunahme und Abnahme der Zellenbreite, sind dagegen untergeordneter Art oder vollständig irrelevant. Die einzelne Schließzelle verhält sich also wie eine Kautschukröhre, deren Wandung auf der einen Seite dicker ist als auf der anderen; sobald man von innen Wasser oder Luft unter hohem Druck auf solche Röhre wirken läßt, kommt aus demselben Grunde eine deutliche Krümmung zustande.

Wir haben uns bis dahin vorzugsweise mit Amaryllis formosissima beschäftigt; in ähnlicher Weise verhalten sich aber auch die Stomata einer großen Anzahl anderer Pflanzen; einzelne Abweichungen kommen wohl vor, aber die prinzipielle Übereinstimmung wird dadurch nicht aufgehoben.

In spannungslosem Zustande wird also die Spalte immer geschlossen; ausreichende Beleuchtung bewirkt Öffnen, Verdunkelung

Schließen der Spalte. Dabei reagiert der Spaltöffnungsapparat ungleich rasch je nach Alter und Beschaffenheit. Eine Ausnahme bilden jedoch die Sumpfpflanzen und die Schwimmblätter der Wasserpflanzen, deren Spaltöffnungen immer geöffnet sind.

Von Leitgeb wurde allerdings behauptet, daß zahlreiche Pflanzen auch in der Nacht offene Spalte zeigen; es beruht aber diese Angabe, wie Schellenberg gezeigt hat, auf einer Täuschung. Holtermann konstatierte, daß auch in den Tropen die Stomata in der Nacht geschlossen sind, und daß sie oft auch in den Mittagsstunden an sehr heißen Tagen sich schließen, weil die Schließzellen durch die zu starke Transpiration ihren Turgor verringern.

Nach meinen Beobachtungen wirkt nur das Licht so auf den Turgor der Schließzellen ein, daß dadurch die Zentralspalte geöffnet wird. Die Wärme hat einen solchen Einfluß nicht. Läßt man z. B. kräftige Pflanzen von Amaryllis formosissima 1—2 Stunden direkt von der Sonne bescheinen, so sind die Spaltöffnungen unter diesen Umständen stets geöffnet; wird dieselbe Pflanze wieder ins Dunkle gestellt, so schließen sich die Stomata ausnahmslos. Von N. I. C. Müller wurde beobachtet, daß unter dem Einfluß kräftiger Induktionsschläge die Spaltöffnungen ihren Turgor verlieren und sich infolgedessen schließen; es ist dies durchaus erklärlich, da elektrische Schläge auf lebende Zellen störend und bei genügender Intensität sogar tödlich wirken.

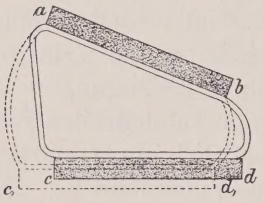


Fig. 59.

Zweckmäßigkeit der Einrichtungen.

Der Spaltöffnungsapparat entspricht in ganz auffallender Weise den Anforderungen einer rationellen Konstruktion; welche Bedeutung den einzelnen Teilen zukommt, läßt sich allerdings nicht in dem ganzen Umfang der Frage feststellen.

Die beiden Verdickungsleisten gehören notwendig zum Krümmungsmechanismus der Schließzellen. Wie schon gesagt, können sie mit den festen Kartons einer halbgeöffneten Mappe verglichen werden und die Bauchwand mit dem weichen Rückenleder dieser Mappe. Letzteres bedingt die Beweglichkeit.

Um diese Wirkung des hydrostatischen Druckes auf die Querschnittsform der Schließzellen experimentell zu veranschaulichen und zugleich zu zeigen, daß die Beweglichkeit der Bauchwand wie der Rückenwand eine Notwendigkeit ist, mag man sich einer kurzen,

aus luft- und wasserdichtem Stoff hergestellten Röhre bedienen, deren Wandung mit zwei Holzschienen a b und c d (Fig. 59) in der angedeuteten Weise fest verbunden ist. Eine passend angebrachte, nicht zu starke Feder diene zur Herstellung der asymmetrischen Querschnittsform, welche in unserer Figur ungefähr dem Lumen einer Schließzelle entspricht. Die Enden der Röhre seien in der Art verschlossen, daß einer Formveränderung des Querschnittes dadurch kein Widerstand erwächst, das eine Ende überdies mit einer Öffnung zum Hineinpressen von Luft oder Wasser versehen. Man wird alsdann leicht beobachten können, wie der von innen wirkende Druck die Kraft der Feder überwindet und bei hinreichender Intensität die vollständige Symmetrie der Querschnittsform herstellt, wobei die Schiene c d in die Stellung c_1 d_1 übergeht.

Die Prinzipien, die der Konstruktion der Spaltöffnungen zugrunde liegen, erscheinen uns völlig durchsichtig; ganz unerklärt

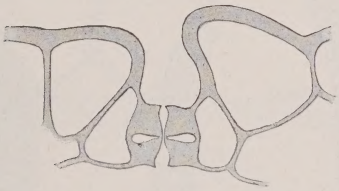


Fig. 60.

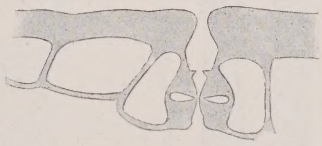


Fig 61.

bleiben aber hierbei die Hörnchen des Querschnittes, die vorspringenden Kanten der Verdickungsleisten. Daß durch diese Vor- und Hinterhof nach außen abgegrenzt wird, lehrt der Augenschein; aber ihre physiologische Bedeutung ist rätselhaft.

Spaltöffnungen der Cyperaceen und Gramineen.

Abweichend von den übrigen Angiospermen verhalten sich die Spaltöffnungen der Cyperaceen und Gramineen, während sie unter sich in verschiedenen Punkten auffallende Übereinstimmung zeigen.

Bei den Gramineen und vielen Cyperaceen begegnet man stets nur Schließzellen mit kleinem, spaltenförmigem Lumen und mit außergewöhnlich starken Verdickungsleisten, die aber nicht, wie gewöhnlich, der Bauchseite genähert, sondern nahezu median gelegen sind (vergl. Fig. 60 Carex vesicaria und Fig. 61 Carex panicea). Wie ich schon erwähnt habe, erscheinen wohl bei den Dikotylen hin und wieder ähnliche Querschnittsformen; allein sie sind dann immer funktionslos und nur an alten Blättern zu beobachten. Bei den Gramineen

bieten aber auch jugendliche Blätter das erwähnte Bild; trotzdem schließen sie sich bei Verdunkelung, um sich im Lichte wieder zu öffnen, und immer zeigen sie dieselbe Querschnittsfigur. Unter solchen Umständen ist eine Krümmung der Schließzellen durch Zunahme des Turgors eine mechanische Unmöglichkeit, und es bleibt nur die Annahme übrig, daß der Öffnungsmechanismus von dem bisher beschriebenen wesentlich abweicht.

Zu dieser Schlußfolgerung führt auch die Form der Flächenansicht einer geöffneten Zentralspalte. Während diese Spalte sonst

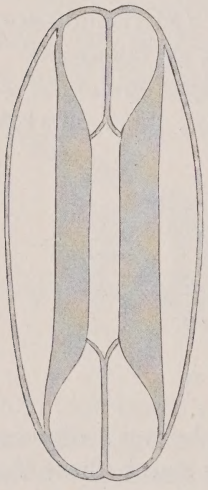


Fig. 62.

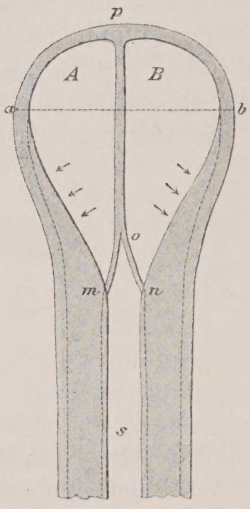


Fig. 63.

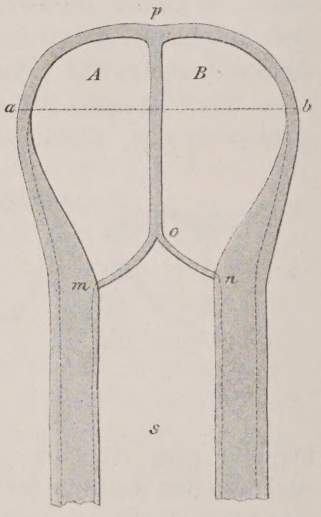


Fig. 64.

durch zwei nach außen konvexe Bogenlinien begrenzt ist, zeigt sie bei den Gramineen (Fig. 62 Triticum vulgare) die Form eines länglichen Sechsecks, dessen beide Seitenlinien parallel und gradlinig oder etwas nach innen gebogen verlaufen. Beim Öffnen und Schließen bewegen sich die Linien parallel mit sich selbst, wie die Ränder der Spalte eines Spektralapparates. Der mittlere Teil der Schließzellen verhält sich beim Öffnen wie beim Schließen vollständig passiv; weder die Form noch die Dimensionen werden verändert. Die wirksamen Kräfte sind also nur in den erweiterten Enden der Schließzellen zu suchen.

Den Öffnungsmechanismus können wir uns in vielen Fällen in folgender Weise vorstellen. Es seien *A* und *B* (vergl. Fig. 63 und 64) die beiden Schließzellen, *a b* die Gesamtbreite der erweiterten Enden, *p o* die Scheidewand zwischen denselben und *s* die nur wenig ge-

öffnete Zentralspalte. Die Verdickungsleisten verjüngen sich nach den beiden Enden zu und laufen ungefähr bei *a* und *b* aus. Die Bogenstücke *ap* und *pb* sind also dünnwandig, ebenso die Wandpartien *mo* und *no*, welche den Abschluß gegen die Spalte bilden. Lassen wir jetzt eine Erhöhung des Turgors eintreten, so nimmt das Volumen der Enden und folglich auch die Gesamtbreite *ab* zu, wobei selbstverständlich der Winkel *mon* vergrößert und die Zentralspalte weiter geöffnet wird.

Die Spaltöffnungen der Cyperaceen unterscheiden sich zum Teil durch die etwas rundlichere Gestalt des Lumens im mittleren

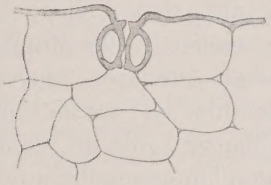


Fig. 65.

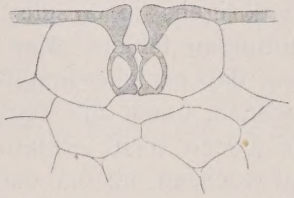


Fig. 66.

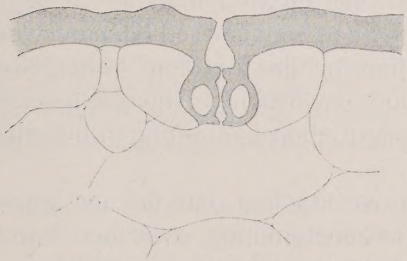


Fig. 67.

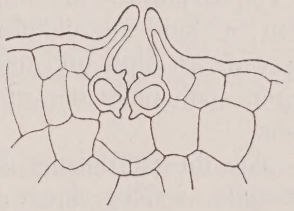


Fig. 68.

Aloe vera. Blattquerschnitte von verschiedenen Standorten (300/1).

Fig. 65 von einem Exemplar, das auf feuchtem Standorte und im tiefen Schatten wuchs. Fig. 66 von einem Individuum, das in bezug auf Standort eine mittlere Stellung einnahm. Fig. 67 von einer Pflanze, die im heißesten, schattenlosen Wüstensande gedieh. (Vergl. Holtermann, Einfluß des Klimas, Seite 213)

Teil der Schließzellen. Bei den Scirpeen finden wir sogar Anklänge an den gewöhnlichen Lilientypus, indem die Schließzellen sich nach der Rückenwand zu stark verbreitern.

Einsenkung der Spaltöffnungen.

Bekanntlich finden sich bei vielen Gefäßpflanzen verschiedene Einrichtungen im Bau der Spaltöffnungen, die eine Herabsetzung der Transpirationsgröße bezwecken, sei es durch Einsenkung der Spaltöffnungen (Fig. 65—67) oder Überwölbung derselben durch

Ausstülpungen oder Papillen der Epidermis usw. (Fig. 68, Ficus bengalensis). Solchen schützenden Einrichtungen begegnen wir nun bei manchen Gramineen und Cyperaceen, soweit sie zu den Bewohnern trockener Standorte gehören.

Während uns die Zweckmäßigkeit solcher Anpassungen vollständig einleuchtet, finden sich verschiedene Fälle, wo die nämlichen anatomischen Merkmale ausgebildet sind, ohne daß die Lebensbedingungen dies zu erklären scheinen. Bei Carex vesicaria, ampullacea, glauca, maxima usw. sind die Spaltöffnungen tief unter das Niveau der Blattoberfläche eingesenkt, obgleich ihr feuchter Standort sehr wenig mit Steppen und Wüsten gemein hat. Manche treten übrigens in Gesellschaft anderer auf, denen diese Schutzeinrichtungen fehlen. Man könnte sich vielleicht die Möglichkeit denken, daß manche sumpfige Standorte zu gewissen Jahreszeiten eintrocknen, bevor die Vegetationszeit beendet ist; dieser Umstand würde jedoch nicht erklären, warum Pflanzen, die in demselben Sumpf wachsen, im Bau der Spaltöffnungen Unterschiede aufweisen, indem sie bei der einen Art geschützt, bei der anderen ungeschützt liegen. Es handelt sich hier unzweifelhaft um Arten, die ihre Anpassungserscheinungen in einem extremeren Klima erworben haben; es sind ausschließlich Pflanzen, die aus dem hohen Norden eingewandert sind und die die dort erworbenen Anpassungserscheinungen auch unter den günstigeren Lebensbedingungen beibehalten haben.

Aus diesem Beispiel können wir ersehen, daß die anatomischen Merkmale, welche sonst die Übereinstimmung zwischen Bau und Standort beweisen, nur bei den endemischen und nicht immer bei den eingewanderten Pflanzen den heutigen Verhältnissen entsprechen.

Die Merkmale der Spaltöffnungen sind bei Gramineen und Cyperaceen als morphologische Grundzüge des Baues und nicht nur als klimatische Anpassungen zu betrachten; sie zeigen uns, daß diese beiden Familien isoliert unter den Monokotylen dastehen, und zugleich eine unverkennbare, wirkliche Stammesverwandtschaft erkennen lassen.

Andererseits sind die Mestombündel der Cyperaceen und Juncaceen von Schutzscheiden umgeben, welche den Gramineen fehlen; es deutet dies auf eine engere Zusammengehörigkeit jener. Betrachten wir das mechanische Gewebesystem, so sehen wir Gramineen und Cyperaceen mit einem Teil der Juncaceen durch subepidermale Rippen verbunden, während ein anderer Teil dieser letzteren sich mehr den Lilien nähert.

Zum Schluß bemerke ich, daß die Aufgabe der Spaltöffnungen unzweifelhaft nicht — wie oft genug behauptet wird — darin besteht, die Transpiration zu regulieren; sie stehen vielmehr im Dienste der Assimilation, deshalb schließen sie sich bei Mangel an Kohlensäure.

Anmerkungen.

I.

In meinem Buche „Einfluß des Klimas", S. 49, habe ich ausführlich die Schwendenersche Lehre in bezug auf die Aufgabe der Spaltöffnungen erwähnt. Die Transpiration ist wohl ein physikalisch notwendiger Prozeß, der physiologische Folgen hervorruft, ist aber nicht selbst eine unentbehrliche Funktion. Verschiedene von Schwendeners Schülern haben ebenfalls diese Ansicht vertreten. Ich habe an der oben angegebenen Stelle angeführt, daß eine große Anzahl von tropischen Pflanzen existiert, die monatelang in dampfgesättigter Luft leben, und bei denen ich gar keine Transpiration nachweisen konnte. Trotzdem öffnen sich auch bei diesen die Spaltöffnungen am Tage, während sie in der Nacht geschlossen sind; schon hieraus dürfen wir folgern, daß die Stomata nicht im Dienste der Verdunstung stehen.

II.

Von Porsch liegt eine große Anzahl von Beobachtungen über die Spaltöffnungen bei Parasiten und Saprophyten vor. In vielen Fällen sind die Stomata hier nur rudimentär vorhanden. Bei Neottia nidus avis findet man z. B. nur sehr selten und dann in der Regel nur funktionslose Spaltöffnungen; Porsch zieht daraus mit Recht den Schluß, daß die Ausbildung dieser Organe für das gegenwärtige Transpirationsbedürfnis der Pflanze vollkommen überflüssig ist, da sie auf jeden Fall auch ohne dieselben auskommt

III.

Über die Spaltöffnungen der Wasserpflanzen liegen u. a. Untersuchungen von Haberlandt vor. Nach ihm weicht bei dem größeren Teil der Schwimmpflanzen der Bau der Schließzellen in der Weise von dem gewöhnlichen Typus ab, daß der Spaltenverschluß nicht durch Berührung der Bauchwände zustande kommt, sondern ausschließlich auf der mehr oder weniger vollständigen Annäherung der stark verbreiterten äußeren Kutikularleisten beruht. Wie schon

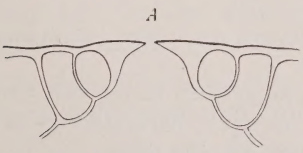


Fig. 69.

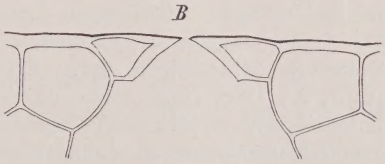


Fig. 70.

aus den beiden Haberlandtschen Figuren 69 (Trianea bogotensis) und 70 (Lemna minor) hervorgeht, unterbleibt die Ausbildung eines Vorhofs, einer Zentralspalte und eines Hinterhofs vollständig, und gleich unter den Kutikularleisten erweitert sich der Porus trichterförmig und mündet in die Atemhöhle aus. Als Beispiele erwähnt Haberlandt außer den beiden erwähnten auch Nymphaea alba, Victoria regia, verschiedene Farne, Acanthaceen usw., die auf feuchten Standorten wachsen.

Wichtigere Literatur.

Copeland, E. B., The mechanism of stomata. Annals of Botany, Bd. XVI. 1902.

Darwin, Fr., Observations on stomata. Phil. Transact. of the R. Soc. of London, Bd. CXC. 1898 und Proc. of the R. Soc. of London, Bd. LXIII. 1898.

— Observations on stomata by a new method. Proc. of the Cambridge Phil. Soc., Bd. IX. 1897.

Haberlandt, G., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose. Physiologische Pflanzenanatomie, Leipzig 1904.

— Die Spaltöffnungen der Laubmoos-Sporogonien. Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XVII. 1886.

— Zur Kenntnis des Spaltöffnungsapparates. Flora 1887.

— Die Spaltöffnungen der Schwimmpflanzen. Flora 1887.

Holtermann, C., Einfluß des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe. Leipzig 1907.

— Anatomisch-physiologische Untersuchungen in den Tropen. Sitzungsber. der kgl. preuss. Akad. d. Wiss. Berlin 1902. p. 656

Leitgeb, H., Beiträge zur Physiologie der Spaltöffnungsapparate. Mitteilungen aus dem Bot. Institute zu Graz, Bd. I. 1886.

— Die Atemöffnungen der Marchantiaceen. Sitzungsberichte der Wiener Akademie d. Wissensch., 1880.

Mohl, H. v., Welche Ursachen bewirken die Erweiterung und Verengerung der Spaltöffnungen? Bot. Ztg. 1856.

Müller, N. J. C., Die Anatomie und Mechanik der Spaltöffnung. Jahrb. f. wissensch. Bot, Bd. VIII. 1872.

Porsch, O., Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. Jena 1905.

— Zur Kenntnis des Spaltöffnungsapparates submerser Pflanzenteile. Sitzungsberichte der Wiener Akademie d. Wissensch., Bd. CXII., I. Abt., 1903.

Schaefer, R., Über den Einfluß des Turgors der Epidermiszellen auf die Funktion des Spaltöffnungsapparates. Inaugural-Dissertation, Berlin 1887, und Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XIX.

Schellenberg, Beiträge zur Kenntnis von Bau und Funktion der Spaltöffnungen. Bot. Ztg. 1896.

Schwendener, S., Über Bau und Mechanik der Spaltöffnungen. Monatsberichte der Berliner Akademie d. Wissensch., 1881.

— Über Bau und Mechanik der Spaltöffnungen (1881), Zusatz 1897. Gesammelte Botanische Mitteilungen, Berlin, Bd. I. 1898.

— Die Spaltöffnungen der Gramineen und Cyperaceen (1889). Gesammelte Botanische Mitteilungen, Berlin, Bd. I. 1898.

Tschirch, A., Über einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort, mit spezieller Berücksichtigung des Spaltöffnungsapparates. Linnaea, Neue Folge. Bd. IX. 1881.

— Der anatomische Bau des Blattes von Kingia australis R. Br. Abhandl. des Bot. Vereins der Provinz Brandenburg, Bd. XXIII. 1881.

Unger, Fr., Öffnen und Schließen der Spaltöffnungen. Beiträge zur Physiologie der Pflanzen. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss., Bd.XXV. 1857.

Westermaier, M., Über Spaltöffnungen und ihre Nebenapparate. Festschrift für Schwendener, Berlin 1899.

Wilhelm, K., Über eine Eigentümlichkeit der Spaltöffnungen bei Koniferen. Berichte der Deutsch. Bot. Gesellsch., 1883.

Das Winden der Pflanzen.

Historisches.

Die ersten wichtigen Arbeiten über das Winden der Pflanzen waren Hugo von Mohls und Palms Untersuchungen, die beide in das Jahr 1827 fallen. Später haben sich besonders Darwin und Hugo de Vries mit den hierhergehörigen Fragen beschäftigt.

Mohls Auffassung wurde lange Zeit hindurch als die richtige angesehen. Das entscheidende Moment würde nach ihm die stumpfe Reizbarkeit des windenden Stengels sein. Infolge der Berührung mit der Stütze sollte sich der Stengel nach ihr hin krümmen, indem er an seiner Außenseite stärker wächst — mit anderen Worten, die Mechanik würde dieselbe sein wie bei den Ranken; die Nutationsbewegungen, die nach Mohl durch Drehung des Stengels bewirkt werden, hätten bloß den Zweck, das Finden einer Stütze zu erleichtern. Für das Winden selbst wären sie ohne Bedeutung.

Mohls Auffassung hatte, verglichen mit späteren Theorien, den Vorzug, daß sie klar und mechanisch vollständig konstruierbar war — nur stimmte sie nicht mit der Wirklichkeit. Schon Palm hob hervor, daß das Winden der Pflanzen unzweifelhaft eine andere Ursache habe als die Irritabilitätsbewegungen der Tiere.

Ch. Darwin stellte sodann eine größere Anzahl von Experimenten an, welche alle gegen die Annahme einer Reizbarkeit sprechen. Außer diesem negativen Resultat geht aus seiner Arbeit hervor, daß die Nutationen durchaus nicht von der Drehung des Stengels abhängig sind, sondern eine Erscheinung für sich bilden.

Angeregt durch Sachs, stellte auch H. de Vries Untersuchungen an; er bewies, daß die verschiedenen Seiten der windenden Stengel sich in bezug auf Reizbarkeit gleich verhalten, wobei indessen vorerst dahingestellt blieb, ob sie sämtlich gleich reizbar oder überhaupt nicht reizbar sind. Weiter stellte er fest, daß ein dauernder Kontakt der Rückseite nutierender Internodien niemals eine Krümmung nach außen, d. h. nach der Kontaktstelle hin, bedingt, selbst dann nicht, wenn die mechanische Kraft, die auf diese Stelle drückt, eine sehr erhebliche ist.

De Vries hebt besonders ein Moment hervor, das für das Winden von entscheidender Bedeutung sein soll, nämlich die Torsion der frei hervorstehenden Spitze in Verbindung mit der Nutationsbewegung. Infolge ihrer eigenen Schwere würde sich die Spitze senken, während sie sich infolge der Nutation hebt. De Vries nimmt an, daß diese beiden Wirkungen einander aufheben, wodurch erklärt werden sollte, warum tatsächlich der freie Teil des Stengels, trotz der Nutationen fast immer konkav nach der Stütze hin gebogen ist. So klar auch diese Auffassung erscheint, so fehlt doch der Beweis dafür, daß das Torsionsmoment der Spitze auch quantitativ imstande ist, das angenommene Gleichgewicht herzustellen. Meine Untersuchungen haben im Gegenteil gezeigt, daß das durchaus nicht der Fall ist. Das fragliche Torsionsmoment ist überhaupt keine Bedingung für das Winden. Um dies experimentell zu beweisen, wurde das frei in die Luft vorstehende Sprossende durch ein entsprechendes Gegengewicht kontrebalanciert (Fig. 71). Die Wirkung des Eigengewichtes war also aufgehoben; aber trotzdem wurde der Vorgang des Windens nicht unterbrochen.

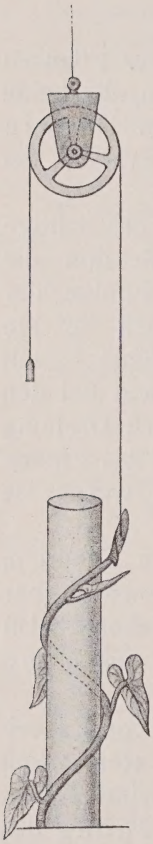


Fig. 71.

Gerade den wichtigsten Vorgang, das Zustandekommen bleibender Krümmungen, hat hiernach de Vries nicht befriedigend erklärt, und die Mechanik des Windens gehört also immer noch zu den ungelösten Aufgaben. Wenn ich hier eine Lösung versuche, so glaube ich wenigstens die geometrische und mechanische Seite der Frage klarer darlegen zu können, als dies bisher geschehen ist.

Die revolutive Nutation und der Lateralgeotropismus. Bevor ich zu meiner Auffassung der Erscheinungen, die das Winden hervorrufen, übergehe, will ich die Bemerkung vorausschicken, daß es keine Reizbewegung ist, die uns hier entgegentritt, sondern eine Kombination von revolutiver Nutation, von Wirkungen des negativen Geotropismus und von Einflüssen, welche die Berührung der Stütze mit sich bringt. Ich bemerke ferner, daß ich die revolutive Nutation als noch unerklärt annehme; wir können sie nur konstatieren. Die Erklärung, die Noll im Bonner Lehrbuch der Botanik gibt, ist unbegründet, ebenso an derselben Stelle seine Erklärung des Windens.

Die ganze Darstellung von Noll ist überhaupt unhaltbar, und es ist nicht recht verständlich, daß er die Windungsfrage nach einer so einseitigen Beleuchtung als erledigt ansieht. In Wirklichkeit stimmt seine Theorie mit der Auffassung Baranetzkys überein, nur nennt dieser „transversale Krümmungen", was Noll als Folge des „Lateralgeotropismus" bezeichnet. Ich will nicht leugnen, daß in dieser Frage weitere Untersuchungen erwünscht sind; aber wenn Noll behauptet, daß die Schwerkraft seitliche Krümmungen bewirke, nicht bloß solche nach oben oder unten, dann vermag ich ihm nicht zu folgen. Und was die weitere Angabe Nolls betrifft, daß die Schwerkraft auch die Nutationsbewegung verursache, so halte ich sie für vollkommen unbewiesen. Richtig ist nur, daß die revolutive Nutation aufhört, wenn der Einfluß der Schwerkraft auf dem Klinostaten eliminiert wird. Daraus folgt aber nicht, daß eine bestimmte Längszone des windenden Sprosses geotropisch reizbar sei und bezüglich der Bewegungsrichtung den Ausschlag gebe. Diese Annahme steht auch mit den Versuchen von Hugo de Vries im Widerspruch.

Die Greifbewegung.

Das ganze Windungsproblem läßt sich in die Frage zusammenfassen: Wie kommen bleibende Krümmungen nach der Stütze hin zustande?

Ein wirklich klares Bild der hierbei in Betracht kommenden Momente ist nur erhältlich, wenn man mit Hilfe von Modellen die sukzessiven Stadien der Krümmungs- und Torsionsbewegungen in kurzen Zwischenräumen fixiert. Dazu wandte ich gänsefederstarke Bleiröhren an und nahm ungefähr alle Viertelstunden die gegebene Stellung auf; die verschiedenen Tuschpunkte und Tuschlinien, die ich an den Pflanzen angebracht hatte, wurden auf den Bleiröhren mittelst Silbernitrates nachgebildet. Sind auf diese Weise einige Nutationsperioden verfolgt, dann lassen sich die eingetretenen Veränderungen leicht übersehen und vergleichen. Bloße Beschreibungen oder Zeichnungen hingegen gaben mir nicht die genügende Übersicht.

Mit Hilfe dieser Modelle können wir nun konstatieren, daß die Endknospe der nutierenden Spitze des windenden Stengels sich in gewissen Zwischenräumen gegen die Stütze hin krümmt und sich schließlich fest an sie andrückt, während ein um 120—200° rückwärts liegender Teil mit der Stütze bereits in bleibender Berührung ist.

In Fig. 72 und 73 sind einige solcher Kontaktstadien, von oben betrachtet, dargestellt: der durchkreuzte Kreis markiert die Stütze, a und b sind die beiden Kontaktpunkte der Spitze, zwischen denen der nutierende Stengel um einige Millimeter von der Stütze absteht. Die Schlingpflanze ergreift also die Stütze in ähnlicher Weise, wie man es etwa macht, wenn man statt mit zwei nur mit einem Arm und den Beinen auf einen Baum hinaufklettern wollte. Nach einiger Zeit macht sich die Endknospe von der Stütze frei wie der Kletterer seinen Arm vom Baumstamm, während der rückwärtsliegende Teil dauernd mit dieser in Kontakt bleibt. In beiden Fällen beträgt die für das Festhalten geeignetste Divergenz der Kontaktpunkte einen halben Kreisumfang.

Mit der Herstellung des erwähnten Doppelkontakts hat indessen die Nutationskrümmung des Bogens a b noch nicht den höchsten

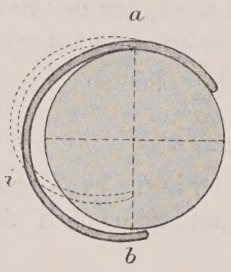


Fig. 72.

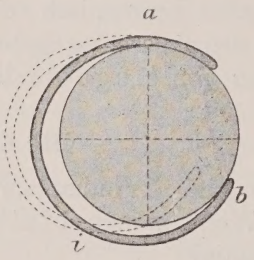


Fig. 73.

Grad erreicht; das Bestreben, den Krümmungsradius noch mehr zu verkleinern, dauert noch eine Zeitlang fort. Da jedoch die Stütze jede weitergehende Krümmung verhindert, so äußert sich die zunehmende Spannung nur dadurch, daß der sichelförmige Raum zwischen Stütze und Bogen allmählich kleiner wird und bisweilen vollständig schwindet. Der Bogen erscheint dann in seiner ganzen Länge an die Stütze angedrückt.

Durch eine Gegenkraft läßt sich leicht ermitteln, mit welcher Kraft die Endknospe gegen die Stütze gedrückt wird. Um ihren Kontakt aufzuheben, wandte ich kleine Gewichte an, die mittelst Fadens mit der Endknospe verbunden waren. Durch eine feine Rolle konnte ich den lotrechten Zug in einen wagerechten, zur Stütze rechtwinkligen umsetzen.

Bei Calystegia dahurica ergaben die in dieser Weise ausgeführten Messungen eine Spannung, die im Maximum einem Gewicht von ca. 1 g entsprach. Das Vorhandensein einer bedeutenden

Spannung geht schon daraus hervor, daß die Endknospe oft um mehrere Millimeter nach innen schnellt, sobald der zwischen den Kontaktpunkten sich befindende Teil der Stütze entfernt wird; andererseits sinkt mit dem Aufhören des Kontaktes die Spannung auf Null herab.

Ist nun in unseren Figuren 72 und 73 der oberste Kontaktpunkt der Windungen a im spannungslosen Zustande, während die Spitze b noch frei umhernutiert, so rückt dieser Punkt infolge der beim Ergreifen der Stütze eintretenden Spannung etwas nach links, weil der Stengel an dieser Stelle durch den mechanischen Zug gegen die Stütze bewegt wird und sich ihr anlegt. Vorläufig hinterläßt dies jedoch keine sichtbar bleibende Wirkung; erst später, bei periodischer Wiederkehr der Greifbewegung, kommen bleibende Krümmungen zustande.

Bei Calystegia dahurica dauert die ganze Nutationsperiode 1½ bis 2 Stunden; davon kommen bei einem Stützendurchmesser von 1 cm auf den in Rede stehenden Kontakt 15 bis 30 Minuten, so daß der nutierende Sproß mehrere Stunden pro Tag gespannt bleibt. Je dicker die Stütze, desto länger dauert der jedesmalige Kontakt; erreicht sie das Maximum der zulässigen Dicke, so hebt sich die Endknospe niemals von der Stütze ab.

Es ist also völlig klar, daß der Kontaktpunkt a infolge der Greifbewegung vorwärts rückt, und daß in diesem Faktor eine der wichtigsten Bedingungen für die Herstellung der Windungen zu suchen ist. Hat die Stütze einen zu großen Umfang, so kann sie von der Pflanze nicht ergriffen und daher auch nicht umschlungen werden. Je länger der nutierende Sproß ist, um so dicker darf selbstredend die Stütze sein; bei den tropischen Lianen, die sich oft um Bäume von mehr als 1 Meter Durchmesser schlingen, haben die freien Sprosse eine Länge von 2 Metern und darüber.

Der nutierende Sproß muß an Länge jedenfalls dem halben Stützenumfang gleichkommen, um in schief aufsteigender Stellung einen mechanisch wirksamen Doppelkontakt herstellen zu können. Darum ist es durchaus notwendig, daß die tropischen Lianen, die die Bäume des Urwalds umschlingen, sehr lange Triebe ausbilden, die den mächtigen Stamm im Halbkreis zu umfassen vermögen. Ebenso ist unser einheimischer Hopfen vermöge einer ähnlichen Eigenschaft befähigt, ziemlich dicke Stützen zu umwinden, während Calystegia u. a., die nur einen kurzen nutierenden Sproß besitzen, auch nur kleine Gegenstände umklammern können. Hat der nutierende Bogen nicht die genügende Größe, so befindet er

sich einer dicken Stütze gegenüber in demselben Verhältnis wie die menschliche Hand, die mit Daumen und Finger ein zylindrisches Objekt von ca. 15—20 cm Durchmesser oder darüber zu fassen bemüht ist: er ist zu kurz, um den Kontakt zwischen zwei gegenüberliegenden Punkten zu bewerkstelligen und gleitet folglich aus.

Die Windungen einer Schlingpflanze werden mit abnehmender Dicke der Stütze steiler, weil alsdann der Spielraum für die geotropische Aufwärtskrümmung sich mehr und mehr vergrößert. Das Maximum der Steilheit muß selbstverständlich eintreten, wenn ein Bindfaden oder ein dünner Draht als Stütze verwandt wird. Besonders bei Calystegia dahurica konnte ich konstatieren, daß die Steilheit der Windungen bei den verschiedenen Exemplaren mit dem Dünnerwerden der Stütze stets merklich zunahm.

Die antidrome Torsion.

In unseren Fig. 72 und 73 fällt der Bogen a b in die Querschnittsebene; in solchen Fällen ist die Krümmung die einzige bleibende Wirkung, die sichtbar zur Erscheinung kommt. Sobald aber die Endknospe b — was in der Regel auch eintrifft — bedeutend höher liegt als der Punkt a, verursacht die beim Greifen erzeugte Spannung außer der Krümmung zugleich eine der Windungsrichtung entgegengesetzte Torsion des Stengels in a und der ganzen rechts und links angrenzenden Region.

Man kann sich hiervon überzeugen, wenn man einen Draht mit einem Ende so befestigt, daß er schräg gegen eine horizontale Ebene steht. Läßt man alsdann auf das freie Ende eine horizontale Kraft wirken, welche den von der Stütze ausgehenden Abstoßungs-Kräften entspricht, so kann man an einem horizontal an dem Draht befestigten Zeiger direkt beobachten, daß die horizontale Kraft nicht nur eine krümmende, sondern gleichzeitig eine antidrom tordierende Komponente liefert. Die dadurch bedingte Drehung ist allerdings keine sofort bleibende, wird aber allmählich in eine solche übergehen. Jede Schlingpflanze erscheint daher in den älteren, ausgewachsenen Internodien stets gegenläufig gedreht, also bei linksläufigen Windungen nach rechts, bei rechtsläufigen nach links. Die antidrome Torsion ist danach untrennbar mit dem Mechanismus des Windens verknüpft; sie hat zwar im fertigen Zustande keine physiologische Bedeutung, trägt aber während ihrer Entstehung dazu bei, die Konkavität des nutierenden Sprosses immer wieder der Stütze zuzuwenden.

Von Kolkwitz wurde übrigens die antidrome Torsion sehr

schön ad oculos demonstriert: durch eine quer in den greifenden Sproß hineingesteckte Glasnadel konnte die Drehung während der Greifbewegung mit aller wünschenswerten Deutlichkeit veranschaulicht werden.

Die homodrome Torsion.

Bei dieser Gelegenheit mag auch die homodrome Torsion, die also in der Windungsrichtung der Pflanze verläuft, noch erwähnt werden. Sie tritt immer, wie schon Mohl und Palm gefunden haben, an solchen Sproßenden auf, die keine Stütze finden oder über dieselbe hinausragen. Kolkwitz hat nun nachgewiesen, daß derartige homodrome Drehungen außerdem auch an Schlingpflanzen zu beobachten sind, die um eine sehr dünne Stütze winden. U. a. beobachtete er das nutierende Sproßende einer Calystegia, welche einen Zwirnsfaden umschlang. Bei jedesmaligem Greifen konnte er zunächst eine wirkliche antidrome Torsion feststellen. Befestigte er aber nun eine feine Glasnadel in einer jungen, scheinbar schon ausgewachsenen Windung, so beobachtete er stets eine homodrome Torsion, welche die durch das Greifen bereits entstandene antidrome Drehung teilweise rückgängig machte.

Kritische Bemerkungen.

Gegen die Greifbewegung machte Sachs geltend, daß zuweilen freie, bleibende Windungen an den Sproßenden der Schlingpflanzen vorkämen, die über die Stütze hinausragten. Diese Angabe ist richtig; ja es ist sogar möglich, daß sich keine Schlingpflanze findet, die nicht gelegentlich solche Windungen bildet.

Dies ist jedoch eine Erscheinung für sich, welche nichts mit den normalen Windungen zu tun hat, die zustande kommen, wenn eine Stütze vorhanden ist. Nach Kolkwitz' Untersuchungen kann man wohl mit Sicherheit sagen, daß das Entstehen freier Windungen bei Schlingpflanzen nur auf inneren unbekannten Gründen beruht. Eine mechanische Erklärung, etwa durch Feststellung einer unsymmetrischen Lage der Skelettzellen oder einer Art von Dorsiventralität des Sprosses gelang ihm bei den untersuchten Pflanzen nicht.

Daß diese Windungen abweichender Art sind, geht schon daraus hervor, daß junge, bereits vollständig fertig erscheinende normale Windungen durch den negativen Geotropismus sich wieder vollständig gerade strecken, während die freien unverändert bleiben und von dem Geotropismus durchaus unabhängig sind. Dazu kommt, daß, wie Kolkwitz nachwies, bei den gewöhnlichen

Windungen nicht, wie im Gegensatz hierzu bei den freien, nur eine bestimmte Linie des Stengels spontan am intensivsten wächst; vielmehr gelangen durch nachträgliche Torsion schließlich ganz andere Teile als zu Anfang auf die konvexe Seite und werden in dieser Lage durch passives Wachstum infolge des Greifens fixiert.

Bei dem Winden spielt außer der rotierenden Nutation auch der negative Geotropismus eine sehr wesentliche Rolle. Wenn eine Schlingpflanze samt dem Topf, in dem sie gezogen wurde, langsam rotiert, so daß die Stütze horizontal steht und sich um ihre eigene Achse bewegt, so wird die Wirkung des Geotropismus aufgehoben. Solche Rotationsversuche zeigen, daß die Pflanze jetzt nur noch schwach und offenbar unregelmäßig nutiert; sie windet aber nicht und wächst in ungefähr geradliniger Richtung und nahezu parallel mit der Stütze weiter. Baranetzky wiederholte meine Versuche, und ich halte das von ihm erzielte Resultat für richtig, nämlich, daß die revolutive Nutation auf dem Klinostaten aufhört, und daß deshalb keine Windungen entstehen können.

Wichtigere Literatur.

Ambronn, Zur Mechanik des Windens. Ber. d. math.-phys. Klasse d. K. Sächs. Ges. d. Wiss. 1884.

Darwin, Ch., Die Bewegungen und Lebensweise der kletternden Pflanzen. Aus dem Englischen von J. V. Carus, 1876.

Kolkwitz, R., Beiträge zur Mechanik des Windens. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1895. p. 495.

Mohl, Über den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen. 1827.

Noll, Fr., Über rotierende Nutation an etiolierten Keimpflanzen. Bot. Zeitg. 1885. Nr. 42.

— Über die normale Stellung zygomorpher Blüten und ihre Orientierungsbewegungen zur Erreichung derselben. Arb. d. Bot. Instit. Würzburg. 1885/87.

— Heterogene Induktion. Leipzig 1892.

Nägeli und Schwendener, Das Mikroskop, 2. Aufl., p. 419.

Palm, Ludwig H., Über das Winden der Pflanzen. 1827.

Sachs, J., Über die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzenteilen. Arb. d. Bot. Inst. Würzburg. 1878.

— Über Zellenanordnung und Wachstum. Arb. d. Bot. Inst. Würzburg. 1879.

— Über Schwendeners neueste Publikation über das Winden der Schlingpflanzen. (Monatsber. d. Berl. Akad., Dez. 1881.) Arb. d. Bot. Inst. Würzburg. Leipzig 1882.

Schwendener, S., Über das Winden der Pflanzen (1881). Gesammelte Bot. Mitteilungen. Bd. I. Berlin 1898.

— Zur Wortmannschen Theorie des Windens (1886.) Zusatz (1897). Ges. Bot. Mitt. Berlin. Bd. I. 1898.

Schwendener, S., Zur Kenntnis der Schraubenwindungen schlingender Sprosse. Erwiderung (1882). Ges. Bot. Mitt. Berlin. Bd. I. 1898.
Schwendener, S., und Krabbe, Orientierungstorsionen der Blätter und Blüten. Abhandl. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1892.
Vries, H. de, Zur Mechanik der Bewegung von Schlingpflanzen. In den Arb. d. Bot. Inst. Würzburg, Bd. I. p. 317. 1874.
Wortmann, J., Zur Theorie des Windens. Bot. Ztg. Nr. 16–28. Leipzig 1886.

Die Rindenspannung.

Jahrringbildung und Rindendruck.

In der ersten Auflage seines Lehrbuches der Botanik sprach Sachs die Vermutung aus, die Differenzierung der Jahresringe in Frühjahrs- und Herbstholz sei eine Folge des Rindendruckes, der sich vom Frühling bis zum Herbst allmählich steigere. Später wurden von H. de Vries verschiedene Versuche angestellt, aus denen er eine Bestätigung dieser Vermutung entnehmen zu können meinte; er bemerkte nämlich, daß bei Entfernung der Rinde an Zweigen im Herbste Frühjahrsholz gebildet wurde, während unter einer im Frühjahr um junge Baumäste gelegten Ligatur Herbstholz zur Ausbildung gelangte. Diese Untersuchungen veranlaßten meinen Schüler Dr. Krabbe, den Beziehungen der Rindenspannung zur Bildung der Jahresringe genauer nachzugehen. Die Sachs-de Vriessche Annahme stellte sich hierbei als nicht haltbar heraus; zugleich gaben Krabbes Untersuchungen Veranlassung zu verschiedenen Beobachtungen über die Zug- und Druckwirkungen der Rinde.

Messung der Rindenspannung.

Zuerst galt es rein empirisch die Spannungsgröße in der Rinde zu ermitteln. Als Objekte für die Messungen wurden verschiedene unserer Holzgewächse gewählt, deren glatte Rinde längere Zeit hindurch keine wesentlichen Veränderungen erfährt. Ein besonders günstiges Material liefern unsere Nadelhölzer; vor allem empfiehlt Krabbe Pinus Strobus, nicht nur weil hier die Rinde eine starke Kontraktion zeigt und sich durch große Geschmeidigkeit auszeichnet, sondern auch weil sie in der Regel bis zu einem

ziemlich hohen Alter unverändert bleibt. Bei den Laubhölzern ist die Untersuchung der Rindenspannung schwieriger; auf viele Arten muß sogar wegen der Struktur der Rinde verzichtet werden. Verschiedene Salix- und Alnusarten liefern jedoch ein günstiges Material, da die Rinde geschmeidig ist und sich nach allen Richtungen biegen läßt.

Von der Baumrinde werden in der Querrichtung verlaufende Bänder von verschiedener Breite und Länge ausgeschnitten. Versucht man nun, diese Rindenstreifen wieder an ihren ursprünglichen Platz einzusetzen, so ergibt sich in der Regel bei den meisten Baumarten, daß die Streifen nicht mehr die frühere Länge besitzen, sondern mehr oder weniger verkürzt sind. Die Kraft, die erforderlich ist, die ursprüngliche Länge wiederherzustellen, ist selbstverständlich das Maß der Spannungsintensität. Von geeigneten Bäumen werden also in der Querrichtung abgelöste Rindenstreifen nach vorheriger genauer Feststellung ihrer Kontraktionsgröße mit dem einen Ende in einer Klemmschraube befestigt, während an dem anderen bis zur Ausgleichung der Kontraktionsgröße Gewichte angehängt werden. Hieraus ergibt sich dann direkt die Größe der Spannung des Streifens.

Von Wichtigkeit — besonders in bezug auf die Ablenkung der Markstrahlen — war es zu ermitteln, ob die Werte der Rindenspannung während der Wachstumsperiode eine erhebliche Änderung in der Intensität zeigen. Sowohl durch Beobachtungen an demselben Exemplar, als auch durch Vergleichung gelangt man zu der Einsicht, daß keine erhebliche Zunahme des Rindendruckes vom Frühling gegen den Herbst hin stattfindet; auch kann man sich leicht überzeugen, daß die Rinde mancher Bäume, besonders der Platane und der Buche, sich zu keiner Jahreszeit um eine meßbare Größe kontrahiert. Krabbe stellte bei mehreren Bäumen Messungen an über die Kontraktionsgröße des herausgeschnittenen Rindenstreifens. Bei Larix europaea betrug sie 3—3,66%, bei Picea excelsa 2—2,5%, bei Alnus glutinosa 2—2,5%, bei Pinus silvestris 4,3—4,5%, bei Aesculus Hippocastanum 2,5—2,63% usw.

Diese Messungen sind übrigens nicht ganz genau; denn ein kleines Stück des Streifens befindet sich eingeklemmt und wird also nicht gedehnt. Dieser Umstand ist jedoch von keiner nennenswerten Bedeutung, da die gesamte Länge des Streifens in der Regel 100—150 mm beträgt. Natürlich muß man nach der Messung feststellen, ob der Streifen wieder die ursprüngliche Länge einnimmt, und ob nicht die Elastizitätsgrenze überschritten ist; sonst ist die Beobachtung nicht verwertbar. Notwendig ist es auch,

demselben Teile eines Baumes verschiedene Meßstreifen zu entnehmen; denn wenn diese auch dieselbe Breite und Länge haben, so ergeben sie doch immer ein etwas abweichendes Resultat; es empfiehlt sich daher, das Mittel der Messungsergebnisse zu bezeichnen.

Der radiale Rindendruck, welchen das Kambium während seines Wachstums zu überwinden hat, läßt sich nach folgender Formel arithmetisch berechnen.

$$\text{Radialdruck} = \frac{\text{Tangentialspannung}}{\text{Radius.}}$$

Um zum qmm als Flächeneinheit zu gelangen, legt man der Berechnung des Radialdruckes die Tangentialspannung eines 1 mm breiten Streifens zugrunde.

Ich gebe hier einige Beispiele nach Krabbe an:

Name der Baumart	Exemplare einer Baumart	Stellen eines Exemplares	Frühling			Herbst		
			Tangentialspannung eines 1 mm breiten Streifens	Länge des Radius	Radialdruck pro q mm	Tangentialspannung eines 1 mm breiten Streifens	Länge des Radius	Radialdruck pro q mm
			Gramm	mm	Gramm	Gramm	mm	Gramm
Pinus Strobus	A	I	170	51	3,3	191	53	3,6
		II	213	83	2,6	230	85	2,7
	B	I	207	68	3	190	72	2,6
		II	211	82	2,6	203	85	2,4
	C	I	217	51	4,3	223	55	4
		II	260	86	3	321	90	3,6
	D	I	180	43	4,2	234	45	5,2
		II	193	65	3	211	68	3
		III	253	98	2,6	274	100	2,7
	A		300	77	4	276	80	3,5
Prunus avium	A		1205	156	7,7	1000	159	6,3
	B		1027	158	6,5	1118	161	7
	C	I	1096	130	8,4	954	133	7,2
		II	927	82	11,3	910	83	11
Alnus glutinosa	A		467	70	6,67	370	73	5
	B		377	80	4,7	333	83	4
Salix fragilis	A	I	253	40	6,3	233	41	5,7
		II	371	64	5,8	410	67	6,1

Solange die Struktur der Rinde weder durch Borkenbildung noch durch sonstige Vorgänge wesentliche Veränderungen erfahren hat, wächst ihre Tangentialspannung mit der Dickenzunahme des Holzes. Schon hieraus geht hervor, daß verschiedene Äste von demselben Baume, aber von ungleicher Dicke nur selten in der Größe der Rindenspannung miteinander übereinstimmen werden.

Übrigens ist der Widerstand gegen die Dehnung in den verschiedenen Schichten der Rinde nicht gleich groß, und von dem Gesamtwiderstand entfällt der größere Prozentsatz auf die peripherisch gelegene, in der Regel aus Periderm bestehende Gewebeschicht. Wenn die Rinde sehr dünn ist, wird man allerdings keinen nennenswerten Unterschied finden; wenn sie aber über 1 mm stark ist, so überzeugt man sich leicht von der Ungleichheit des Widerstandes, sobald man von einem Rindenstreifen die inneren Schichten hinwegschneidet und die äußere für sich allein zu dehnen sucht. Bei Prunus avium kontrahierte sich die äußere, nur aus Periderm bestehende Rindenschicht in verschiedenen Fällen um 1 %, während die ganze Rinde eine Kontraktion von 1,3 % zeigte. Die Tangentialspannung eines 1 mm breiten Rindenstreifens entsprach in der Peridermschicht einer Belastung von 905 Gramm, in dem inneren Teile dagegen nur einer solchen von 300 Gramm; ein anderer Baum ergab die Ziffern 800 resp. 227 Gramm. Obgleich die Peridermschicht bei älteren Bäumen oft nur ein Zehntel der Gesamtdicke der Rinde ausmacht, so übertrifft doch ihre Spannungsintensität die des übrigen Rindengewebes um das Zwei- bis Dreifache.

Die Messungen der Rindenspannung bei regelmäßig gebauten Stämmen bieten in der Regel keine nennenswerten Schwierigkeiten; bei den exzentrisch gebauten Organen werden diese aber erheblich erhöht, besonders deshalb, weil es schwierig ist, Objekte zu finden, die wesentliche Unterschiede zwischen den ungleichen Wachstumszonen hervortreten lassen.

Ich werde hier nach Krabbe einige Beispiele anführen, von denen immer je zwei zusammengehören, und zwar so, daß das erstere die Werte der Rindenspannung an der Seite maximalen, das zweite die entsprechenden Werte an der Seite minimalen Wachstums enthält. Taxus baccata: Kontraktion 2,3 %—2 %, Pinus silvestris: Kontraktion 3,8 %—3,2 %, Picea excelsa: 2,24 %—2 %, Fraxinus excelsior: 3,3 %—3 %, ein zweites Exemplar zeigte: 3 %—2 %. Schon hieraus ergibt sich, daß an exzentrisch gewachsenen Bäumen und Ästen die Tangentialspannung der Rinde am Orte des maximalen Wachstums am größten ist.

Je nach der Größe der Exzentrizität ist auch die Intensität der Tangentialspannung verschieden. In den meisten Fällen verhält sich die Rindenspannung auf der Seite des maximalen Wachstums zu der des minimalen wie 4 zu 3 oder 5 zu 4.

Wichtigere Literatur.

Hartig, R., Lehrbuch der Baumkrankheiten. Berlin 1882.

Krabbe, G., Über das Wachstum des Verdickungsringes und der jungen Holzzellen. Abhandl. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1884.

— Über die Beziehungen der Rindenspannung zur Bildung der Jahrringe und zur Ablenkung der Markstrahlen. Sitz.-Ber. der Akad. d. Wiss. Berlin 1882.

Sachs, Lehrbuch der Botanik. 1. Aufl. 1868 und 4. Aufl. 1874.

— Über Zellenanordnung und Wachstum. Arb. d. Bot. Inst. in Würzburg. Bd. II. S. 194. 1879.

Vries, H. de, De l'influence de la pression du liber sur la structure des couches ligneuses annuelles. Extr. des Arch. Néerland. P. XI. 1876.

— Über den Einfluß des Druckes auf die Ausbildung des Herbstholzes. Flora 1875. p. 241.

— Über den Einfluß des Rindendruckes auf den anatomischen Bau des Holzes. Flora 1875. p. 97.

Ablenkung der Markstrahlen bei exzentrischem Wachstum.

Bei dem normalen Wachstum nimmt bekanntlich das Mark die Mitte des Holzes ein; die Jahresringe bilden konzentrische Zonen, und senkrecht zu diesen verlaufen die Markstrahlen. Sachs erklärt diese Richtung der Markstrahlen aus der „rechtwinkligen Schneidung“ der Zellwände im Kambium: bei dem Wachstum durch Zellenbildung werden die neuen Wände rechtwinklig zu den schon vorhandenen angelegt.

Sachs' Erklärung beruht jedoch nicht auf einem allgemeinen Prinzip; denn wenn auch die Anlage der Zellwände oft in der angegebenen Weise stattfindet, so ist doch der Verlauf der Markstrahlen unabhängig hiervon. Es kommt hier vielmehr ein mechanisches Moment in Betracht. Ich kann meine Auffassung am besten durch einen Vergleich klar machen. Tauchen wir z. B. einen Stab in

eine Gummilösung, so heben sich etwaige Erhöhungen oder Vertiefungen des Stabes in der sich ansetzenden Gummischicht ab und behalten auch bei jedem neuen Zuwachs von Schichten die vorgezeichnete Lage, ordnen sich also in radiale Linien. In der Natur findet sich eine große Anzahl von Objekten, die deutliche orthogonale Trajektorien zeigen; in den beigefügten Zeichnungen werden solche von den Porenkanälen gebildet. Figur 74 stellt Zellen mit einseitiger Wandverdickung aus dem Rhizom von Triticum repens dar, Figur 75 ähnliche aus der Granne von Arrhen-

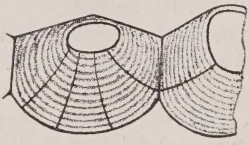


Fig. 74.

Fig. 75.

atherum elatius. Die Zellteilungen bilden eine Erscheinung für sich; die trajektorische Reihenbildung der Markstrahlen wird einzig und allein durch die radiale Wachstumsrichtung der Kambiumzellen und die damit verbundene fortschreitende Differenzierung bedingt. Ob sich diese Zellen im Verlaufe des Wachstums teilen oder nicht, hat auf die Richtung des resultierenden Markstrahles keinen Einfluß.

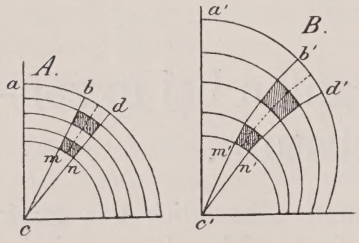


Fig. 76.

Nun können wir uns folgenden Fall vorstellen. Figur 76 A sei ein Komplex konzentrischer Schichten. Betrachten wir zunächst die Flächenelemente zwischen den Radien c b und c d, d. h. die 4 kleinen Trapeze zwischen m n und b d. Nehmen wir dann ferner an, daß diese konzentrischen Schichten in der zu ihrem Verlauf rechtwinkligen Richtung ein Wachstumsbestreben besitzen, das im Radius ca. sein Maximum erreicht und nach beiden Seiten hin abnimmt, dann wird infolge dieses einseitig geförderten Wachstums der Parallelismus der Schichten notwendig gestört; ihre Grenzlinien divergieren in der Richtung nach links und die 4 kleinen Trapeze erhalten eine tangential keilförmige Gestalt: sie nehmen zwar durchgehends an Dicke zu, aber auf der nach a c gerichteten Seite in höherem Grade als auf der entgegengesetzten (vergl. Fig. 7 B), und die seitlichen Grenzlinien m b und n d verlaufen jetzt nicht mehr gerade, sondern erscheinen bogenförmig gekrümmt.

Aber jedes Stück dieses Bogens steht natürlich nach wie vor senkrecht auf der tangentialen Grenzlinie des zugehörigen Trapezes; denn das ist unsere Prämisse, daß das Wachstum nur eine Verschiebung der Teilchen senkrecht zur Richtung des Kambiumringes bedinge. Es ergibt sich also das Resultat, daß die radialen Reihen (Markstrahlen), von denen wir ausgingen, in orthogonale Trajektorien übergehen, d. h. in Kurven, welche die Jahrringe rechtwinklig schneiden.

Bei dem exzentrischen Wachstum würden also die Markstrahlen auch orthogonale Trajektorien bilden, wenn nicht Störungen vorkämen, die die rechten Winkel der Trajektorien um einige Grade verändern. Eine der häufigsten Ursachen zu solchen Abweichungen liegt offenbar darin, daß die Spannung der Rinde in tangentialer Richtung einen erheblichen Grad erreicht. Die Rinde unserer Bäume liefert hierfür instruktive Beispiele: die Ablenkungen treten z. B. bei den Markstrahlen der Linde mit besonderer Deutlichkeit hervor. In den Fällen, die hier in Betracht kommen, verhalten sich die tangentialen Zellenreihen wie elastische Bänder, die durch das Dickenwachstum des Stammes gespannt werden. Denken wir uns z. B. eine ringförmige Schicht, die auf der einen Seite stärker in die Dicke wächst als auf der anderen (Figur 77), so bezeichnen die orthogonalen Trajektorien a m, b n, c p und d q die Verschiebungswege, wie sie ohne die oben erwähnten Störungen beschrieben wurden. Sind nun die Punkte p und q und m und n paarweise so gewählt, daß sie ursprünglich gleich weit von der Symmetrieachse abstehen, so erfährt dieser Abstand durch das angenommene Dickenwachstum in p q nur einen sehr kleinen Zuwachs, während die Punkte m und n weit auseinander rücken. Ein Rindenstück, das diese letzteren Punkte miteinander verbindet, wird also sehr viel stärker gespannt als ein Stück zwischen p und q; der gespannteste Teil wird also mit viel größerer Kraft bestrebt sein sich zusammenzuziehen und vermöge dieses Übergewichtes die Punkte m und n in der Richtung der Pfeile verschieben. Da nun die Hälften rechts und links von der Symmetrieachse gleich sind, so ist der Gesamteffekt der, daß diese Mediane die peripherischen Enden der sämtlichen Trajektorien gleichsam zu sich heranzieht, und diese erhalten infolgedessen eine Richtung, die in der Figur durch punktierte Linien angedeutet ist. Diese Richtungsänderung modifiziert selbstredend auch die Abstände der Trajektorien.

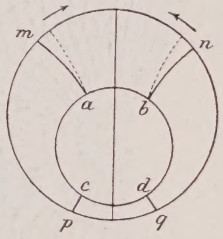


Fig. 77.

Eine Ablenkung der Markstrahlen bei exzentrischem Wachstum nach den erwähnten Prinzipien findet also tatsächlich statt. Zuerst erinnere ich an Querschnittsansichten von Lindenzweigen, bei denen sehr oft die Markstrahlen eine deutliche Ablenkung erkennen lassen; diese wird durch die Rindenspannung bewirkt, die wir im vorhergehenden Kapitel besprochen haben.

Das Wachstum ist hier also nicht gleichmäßig, sondern der obere Teil nimmt an Dicke bedeutend mehr zu als der untere; folglich

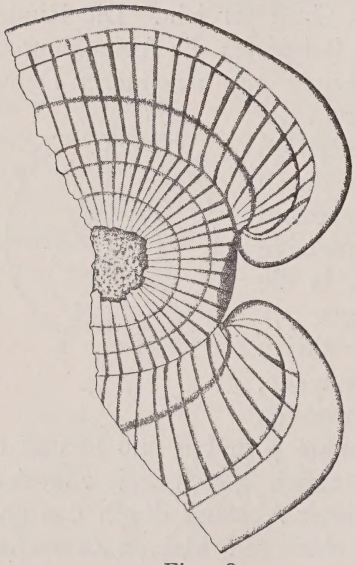


Fig. 78.

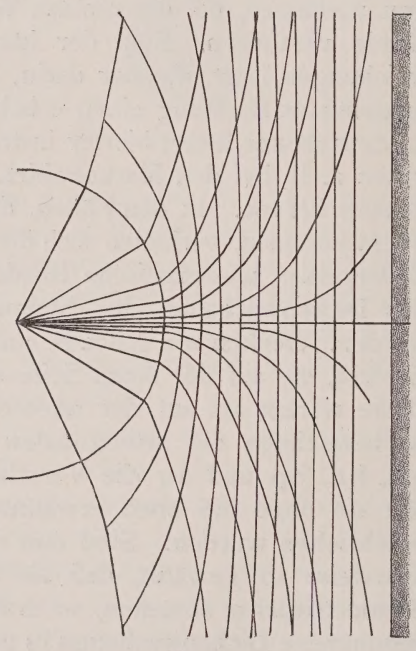


Fig. 79.

wird die Querspannung der Rinde, die durch das nachträgliche Dickenwachstum des Holzes hervorgerufen wird, in dem oberen Teil am größten sein, und es werden die Markstrahlen nach der Symmetrieebene abgelenkt.

Bei Verwundungen tritt sehr oft eine besonders starke Ablenkung ein. Durch das Vorrücken des Kallusrandes, das zum fortschreitenden Dickenwachstum außerdem hinzukommt, wird die Rinde des Wundholzes außergewöhnlich stark gespannt, wodurch die Markstrahlen von der Wundstelle noch mehr hinweggezogen werden. Diese sind an den Stellen, wo sie in das Wundholz

übergehen, oft so stark gebrochen, daß sie von der bisherigen orthogonalen Richtung bisweilen um 20—30° abgelenkt erscheinen. In der Figur 78 ist ein verwundeter Zweig von Cytisus Laburnum abgebildet. An der Stelle, wo die vor der Verwundung vorhandenen Xylemstrahlen nach außen in die nach der Verwundung entstandenen Fortsetzungen übergehen, erscheinen dieselben deutlich gebrochen.

Fig. 80.

Es gibt auch Störungen anderer Art, die häufig genug in der Natur vorkommen, und die eine Ablenkung der Markstrahlen verursachen. Von solchen Störungen hat besonders Hoffmann verschiedene Fälle untersucht, bei denen ein Stamm gegen eine feste Wand, die auch durch einen anderen Stamm gebildet sein kann, gepreßt wird. Hoffmann zeigte, daß, wenn der Druck eine gewisse Höhe erreicht, der Stamm in der Richtung senkrecht gegen die Wand weniger in die Dicke wächst als vorher, und

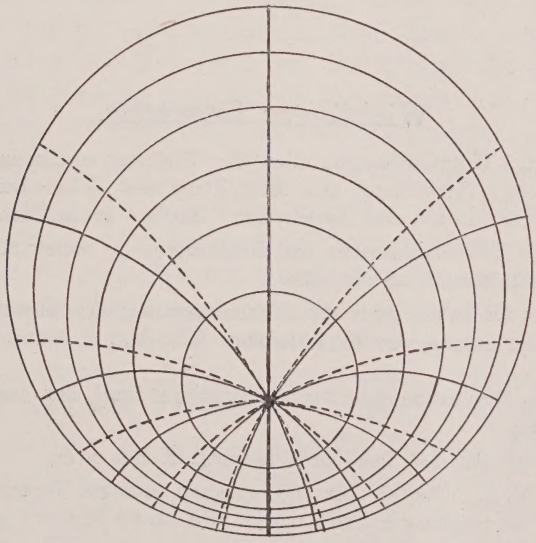


Fig. 81.

daß die Markstrahlen von ihrem radialen Verlaufe abweichen und sich nach beiden Seiten in Kurven umbiegen, die zuletzt nahezu parallel zur Wand verlaufen. Diese Kurven bilden annähernd logarithmische Linien, die bekanntlich dadurch charakterisiert sind, daß die Ordinaten in geometrischer Reihe fortschreiten, wenn

die Abszissen in arithmetischer Reihe wachsen. Auf der beigefügten Figur 79 sind die Kurven konstruiert, die die Markstrahlen infolge des gegenseitigen Druckes zweier verwachsenen Stammstücke theoretisch bilden müssen. Figur 80 stellt die Anordnung der Markstrahlen auf einem Querschnitt von Crataegus oxyacantha dar, der unter den angegebenen Bedingungen gewachsen ist. Es waren zwei Stämme dicht nebeneinander emporgewachsen und hatten dann eine Zeitlang einen starken Druck aufeinander ausgeübt, wodurch die Markstrahlen in der dargestellten Weise abgelenkt wurden. Die Abbildung zeigt nur den einen Stammteil.

In Figur 81 entsprechen die ausgezogenen Kurven, welche orthogonale Trajektorien darstellen, einem völlig ungestörten Dickenwachstum ohne seitliche Verschiebung. Die punktierten Kurven geben einen möglichen Verlauf der Markstrahlen wieder für den Fall daß die seitliche Verschiebung in der Zeiteinheit vom Punkte maximalen bis zum Punkte minimalen Wachstums abnimmt, und zwar von einem der gezeichneten Markstrahlen bis zum nächsten im Verhältnis von 4 zu 3.

Wichtigere Literatur.

Hoffmann, R., Untersuchungen über die Wirkung mechanischer Kräfte auf die Teilung, Anordnung und Ausbildung der Zellen beim Aufbau des Stammes der Laub- und Nadelhölzer. Berlin. Inaug.-Diss. 1885.

Kny, Über das Dickenwachstum des Holzkörpers in seiner Abhängigkeit von äußeren Einflüssen. Berlin 1882.

Krabbe, Über die Beziehungen der Rindenspannung zur Bildung der Jahrringe und zur Ablenkung der Markstrahlen. Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1882.

— Über das Wachstum des Verdickungsringes und der jungen Holzzellen. Berlin 1884.

Sachs, Arbeiten des Bot. Inst. in Würzburg. II. Bd. p. 64.

Schwendener, S., Über die durch Wachstum bedingte Verschiebung kleinster Teilchen in trajektorischen Kurven. Schwendeners gesammelte Mitteilungen. Berlin 1888.

Die pflanzlichen Flugapparate.

Nirgends treten uns wohl die Anpassungserscheinungen deutlicher entgegen als bei den Flugapparaten der Samen und Früchte. Die mannigfaltigen Bildungen, die sich hier dem Beobachter darbieten, sind biologisch in hohem Grade lehrreich.

In einem sehr beachtenswerten Buche „Die Bewegung der pflanzlichen Flugorgane“ hat Dingler die passiven Bewegungen der Pflanzen, im besonderen die Mechanik und Leistungsfähigkeit der verschiedenen Ausrüstungen der Flugorgane eingehend erörtert. Wir legen dem Folgenden diese Schrift zugrunde.

Die Flugorgane haben in allen Fällen den Zweck, die Fall bewegung der Samen und Früchte zu verzögern und dadurch die Möglichkeit horizontaler Fortbewegung mehr oder weniger zu steigern. Sie setzen die Samen in den Stand, relativ große Strecken zurücklegend, sich weit von der Mutterpflanze oder von Konkurrenten im Kampfe ums Dasein zu entfernen und so Standorte zu erreichen, die geeignete Lebensbedingungen bieten.

Das allgemeine Prinzip solcher Flugeinrichtungen ist Oberflächenvergrößerung bei möglichst geringer Steigerung des Gewichts. Dies kann durch die mannigfaltigsten Mittel erreicht werden, am leichtesten zunächst durch sehr bedeutende Kleinheit der Samen, was bei den Spaltpilzen, den Sporen der Pilze, Moose und Gefäßkryptogamen und den Windpollenkörnern der Blütenpflanzen sehr deutlich hervortritt. Nägeli hat in seiner Abhandlung „Über die Bewegung kleinster Körperchen“ gezeigt, daß bei größeren Weizenstärkekörnern die beobachtete gleichförmige Fallgeschwindigkeit nur den fünften Teil der berechneten beträgt. Die Oberfläche fester Körper wird bekanntlich von einer Schicht verdichteter Luft überzogen, und der Teil derselben, der sich der Oberfläche zunächst befindet, ist nahezu unbeweglich. Diese Lufthülle hat die Bedeutung eines Fallschirmes, und ihre relative Größe wächst mit der zunehmenden Kleinheit des Körpers. Mag die Dicke des Luftmantels auch noch so gering sein, es wird doch Körper geben, deren Dimensionen noch kleiner sind, so daß die adhärierende Lufthülle, die wirksame Widerstandsfläche vergrößernd, die Fall-

bewegung sehr bedeutend verzögert. Bei den oben erwähnten Weizenstärkekörnern berechnete Nägeli die Dicke des Luftmantels auf 0,04 mm.

Die Verringerung des spezifischen Gewichtes wird oft auch dadurch herbeigeführt, daß im Innern der betreffenden Körper kleinere oder größere luftgefüllte Hohlräume ausgebildet werden, oder daß sie mit blasig aufgetriebenen oder schwammigen Hüllen oder mit häutigen und haarigen Anhängseln ausgerüstet sind.

Verschiedenartig wie die Ausgestaltung der pflanzlichen Flugorgane ist auch ihr Verhalten dem auf sie einwirkenden Luftwiderstand gegenüber. Einige fallen senkrecht herunter, andere bewegen sich in längeren oder kürzeren Spiralen oder weichen von der Lotrechten nur in einer Richtung ab; manche verbleiben fast in derselben Lage, während andere dagegen mehr oder weniger rasche Drehungen ausführen, die wieder um ganz verschiedene Achsen vor sich gehen können. So mannigfaltig diese Bewegungen auch sein mögen, sie sind immer einerseits von der äußeren Gestalt und andererseits von der Lage des Schwerpunktes abhängig, und man erkennt leicht, daß sie von einfachen mechanischen Gesetzen beherrscht werden.

Schwerkraft und Luftwiderstand.

Auf jeden freifallenden Körper wirken zwei äußere Kräfte: die Schwerkraft und der Luftwiderstand. Die Schwerkraft stellt sich als senkrecht nach abwärts gerichteter Zug, der Luftwiderstand als ein der Bewegungsrichtung des fallenden Körpers entgegengesetzter Druck und als seitliche Reibung dar. Während der Angriffspunkt der Schwerkraft — der Schwerpunkt — bei allen Lagen des Körpers derselbe ist, ändert der von der äußeren Gestalt abhängige Angriffspunkt des Luftwiderstandes mit jeder Lageveränderung (ausgenommen sind kugelförmige Körper) seinen Ort.

Der Luftwiderstand wirkt so gut wie gleichmäßig auf eine ebene Fläche, sobald er senkrecht zu ihrer Richtung angreift und die Fläche mindestens zwei Symmetrieachsen besitzt; man kann dann den Luftwiderstand durch eine im geometrischen Mittelpunkte angreifende Resultante ersetzen. Besitzt aber eine ebene, senkrecht zum Luftwiderstand gestellte Fläche nur eine Symmetrieachse oder ist sie ganz unsymmetrisch gestaltet, so wirkt der Luftwiderstand ungleichmäßig, so daß die Resultierende nicht mehr im geometrischen Mittelpunkt angreift. Ist die Fläche schief zur Richtung

des Luftstromes gestellt, so wird die Gesamtresultante des Luftwiderstandes in ihrem Angriffspunkte noch mehr verschoben, dann fällt der Angriffspunkt des Luftwiderstandes mit demjenigen der Schwerkraft nicht mehr zusammen, und es wird eine Drehung des Körpers um eine zur Angriffsrichtung quer gestellte Achse erzeugt.

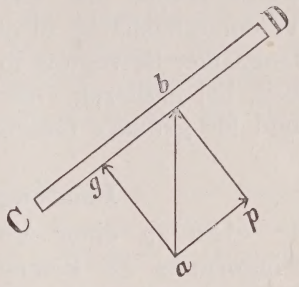


Fig. 82.

Zerlegt man die Gesamtheit aller Einzeldrücke des Luftwiderstandes (a b in Fig. 82) auf einen fallenden Körper C D in Komponenten, von denen die eine a p parallel zu C D, die andere a g senkrecht dazu gerichtet ist, so wirkt a g verzögernd und seitlich verschiebend auf die Fallbewegung ein, während a p wirkungslos bleibt.

Größe der äußeren Kräfte.

Die Größe der Schwere hängt ab von der Masse des fallenden Körpers. Im luftleeren Raume wächst die Geschwindigkeit mit dem Quadrat der Fallzeit in gleicher Weise für alle Körper, ohne Rücksicht auf ihre Gestalt und auf ihr spezifisches Gewicht; in der atmosphärischen Luft dagegen nimmt die Fallgeschwindigkeit ab mit abnehmendem spezifischen Gewicht. Nun haben zwar alle pflanzlichen Flugapparate ein sehr geringes spezifisches Gewicht, doch übertrifft es immer noch dasjenige der Luft, und daher sinken alle pflanzlichen Flugkörper, auch die leichtesten ohne Ausnahme, wenn auch mit verminderter Fallgeschwindigkeit, zu Boden.

Zur Bestimmung der Größe des Luftwiderstandes gelangt man durch folgende Überlegung. Die von einer Kraft geleistete mechanische Arbeit ist gleich der Summe der überwundenen Widerstände: ihre Größe (L) kann also ausgedrückt werden durch das Maß der durch sie erzeugten lebendigen Kraft oder kinetischen Energie, also ist

$$L = \frac{m \cdot v^2}{2}$$

wenn m die bewegte Masse und v die Geschwindigkeit in der Einheit der Zeit bezeichnet. Ist γ das Gewicht einer Volumeneinheit Luft und g die Beschleunigung der Schwere, so ist $\frac{\gamma}{g}$ die Luftmasse, die wir statt m in die Formel einsetzen, dann wird

$$L = \frac{\gamma}{g} \cdot \frac{v^2}{2} = \gamma \cdot \frac{v^2}{2g}.$$

Da 2g für einen bestimmten Ort konstant, so ist L proportional der Größe v^2, d. h. theoretisch wächst die Größe des Luftwiderstandes mit dem Quadrate der Geschwindigkeit. In der Praxis steigt jedoch die Größe des Luftwiderstandes für die gleiche Widerstandsfläche in etwas anderem Verhältnis und zwar bei ganz langsamer Bewegung in einfachem Verhältnis mit der Geschwindigkeit, bei mittleren Geschwindigkeiten mit dem Quadrate derselben und für größere Geschwindigkeiten in noch stärkerem Maße.

Leistungsfähigkeit der Flugorgane.

Um zu einer Vorstellung über die Leistungsfähigkeit der Flugorgane zu kommen, stellt Dingler die beobachtete Fallgeschwindigkeit der berechneten gegenüber und gibt durch den Quotienten dieser beiden Größen der Leistungsfähigkeit einen zahlenmäßigen Ausdruck.

Die wirklichen Fallzeiten wurden durch zahlreiche Versuche mit natürlichen Objekten und vergrößerten Modellen gewonnen, die theoretischen Fallgeschwindigkeiten aus der Widerstandsgleichung berechnet, die er durch Bestimmung der Größe der mechanischen Arbeit, welche der Körper durch sein Gewicht zu leisten imstande ist, erhält:

$$w = \zeta \gamma f \frac{v^2}{2g}.$$

w bezeichnet das Gesamtgewicht des fallenden Körpers, ζ den Erfahrungskoeffizienten[1]) für die verschiedenen Widerstandsflächen, γ des Gewicht eines Liters Luft (1,293 g), f die Projektionsfläche, v die Geschwindigkeit pro Sekunde und g die Fallbeschleunigung (9,81 m). Durch Umformung erhält man

$$v = \sqrt{\frac{2g \cdot w}{\gamma f \zeta}}$$

und damit die theoretische Geschwindigkeit des fallenden Flugorgans.

Der Ahorntypus.

Von den verschiedenen Typen, die Dingler behandelt, wollen wir nur den Ahorntypus näher besprechen. Er umfaßt die länglich plattenförmigen Flugorgane mit einer schwach belasteten Längs- und einer stark belasteten Kurzkante, wie sie besonders bei sämtlichen Arten der Gattung Acer, ferner bei zahlreichen Gattungen der Malpighiaceen, Sapindaceen usw. vorkommen.

---

[1]) Die Erfahrung lehrt nämlich, daß z. B. ebene Flächen einen kleineren Widerstand leisten, als nach unten konkave, aber einen größeren als konvexe.

Wie Dingler hervorhebt, stellen die Flugapparate Organe dar, die aus dünnen, ebenen Platten von länglichem Umriß bestehen; der Schwerpunkt ist sowohl in der Längs- als in der Querrichtung bedeutend verschoben. Die Nuß besitzt auf der einen Seite eine flügelartige Bildung, die auf dem oberen oder dem unteren Rande stark verdickt ist. Die Organe haben in keiner der drei Körperachsen eine stabile Gleichgewichtslage. Während des Falles findet eine horizontale Drehung um eine lotrechte Achse statt.

„Die sehr ungleiche Flächengröße beiderseits der freien Achsen bedingt Schieflage mit die Querachse sehr spitzwinklig schneidender stärkster Neigungsrichtung. So entstehen bedeutende horizontale Drehkräfte. Die Horizontaldrehung erzeugt wiederum senkrechte Drehkräfte, welche in typischen Fällen die günstigste, nämlich fast horizontale Flächenlage herbeiführen. Durch gleichzeitige fortgesetzte Oszillationen um die Längsachse wird außerdem eine bedeutende Fallverlangsamung erzielt, indem sich die Organe zeitweilig durch die ihnen innewohnende lebendige Kraft der Drehung relativ in die Höhe schrauben."

Die zu dieser Gruppe gehörenden Bildungen sind von recht verschiedener Größe; die Flügelsamen von Schizolobium z. B. zeigen oft eine Länge von 15 cm, während die Teilfrüchtchen bei verschiedenen Sapindaceen nur einige mm erreichen; dagegen weisen sie im Habitus und hinsichtlich des anatomischen Baues eine auffallende Übereinstimmung auf. Der Flügel ist flach, länglich, oft häutig und an dem einen Rande verdickt. Dingler hebt besonders ihre Ähnlichkeit mit den Vorderflügeln der Schmetterlinge hervor.

Da die Flügel einen ganz bedeutenden Luftwiderstand auszuhalten haben, so werden sie bei Früchten durch Gefäßbündel versteift. Bei den größeren verläuft an einem Rande eine starke Rippe, die zahlreiche Verzweigungen aussendet, die sich ziemlich gleichmäßig über die Fläche verteilen; bei den kleineren ist nur der Rand verstärkt. Die Flügel der Samen, welche Gefäßbündel nicht besitzen, sind nötigenfalls durch Stereiden versteift.

Auch die Form der Samens und der Frucht kann sehr verschieden sein: bald kugelig, bald flachgedrückt, bald oval, bald kantig usw. Die Größe der Flügel steht auch in den verschiedensten Verhältnissen zur Dimension der soeben erwähnten Bildungen; bei einigen sind sie bis zehnmal länger als die eigentliche Frucht, bei anderen zeigen beide Teile keine nennenswerten Unter-

schiede in dieser Beziehung; selbstredend weisen sie dementsprechende Gewichtsunterschiede auf.

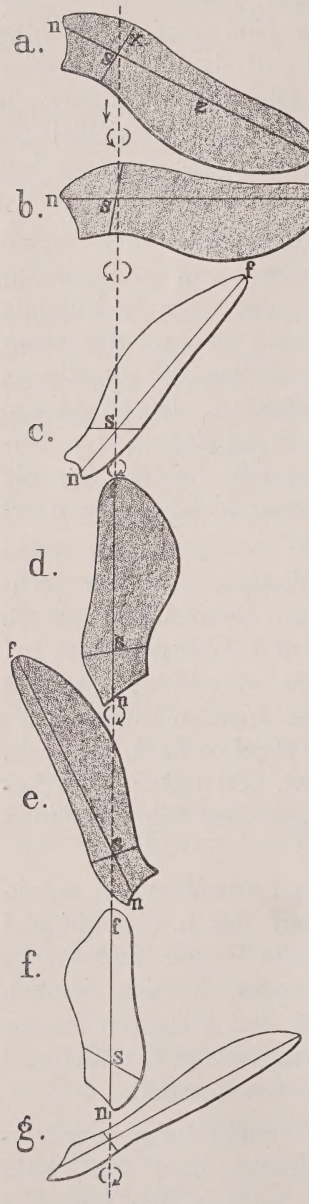


Fig. 83.

Erklärung der Fig. 83.

Verschiedene Lagen des Versuchsorgans von Acer platanoides während des Beginnes seiner Fallbewegung.

n Nußende, f Flügelende, s Schwerpunkt, z Längsachse, x Querachse. Die Pfeile deuten die in horizontaler Richtung stattfindende Drehung an. Die jeweilig dem Beschauer zugeneigten Kanten sind stärker konturiert und die eine der beiden Flächen (immer dieselbe) ist etwas schattiert.

a. Ausgangsstellung zu Beginn des Falles. Fällt mit der Papierfläche zusammen.

b. Stellung nach 5 cm Fallhöhe. Flügelhälfte der Längsachse und Hinterhälfte der Querachse fallen hinter die Papierfläche.

c. „ „ 14 „ Fallhöhe. Flügelhälfte der Längsachse und Hinterhälfte der Querachse fallen hinter die Papierfläche.

d. „ „ 20 „ Fallhöhe. Nußhälfte der Längsachse und Hinterhälfte der Querachse fallen hinter die Papierfläche.

e. „ „ 25 „ Fallhöhe. Die Längsachse fällt in, die Vorderhälfte der Querachse hinter die Papierfläche.

f. „ „ 32 „ Fallhöhe. Flügelhälfte der Längsachse und Vorderhälfte der Querachse fallen hinter die Papierfläche.

g. „ „ 40 „ Fallhöhe. Die Längsachse fällt in, die Hinterhälfte der Querachse hinter die Papierfläche.

Nach Dingler.

Der Schwerpunkt fällt bei den meisten Objekten in die Linie der größten Längsausdehnung, dagegen nicht in die Richtung der

stärksten Ausdehnung der beiden anderen Dimensionen, sondern je nach der Länge der Flügel verschieden weit von dem Schwerpunkt der Nuß entfernt.

Dingler experimentierte ganz besonders mit den Früchten des Spitzahorns, Acer platanoides, die sich vorzüglich geeignet zeigten, den Verlauf der Bewegung im einzelnen zu verfolgen. Er wählte als Ausgangsstellung die natürliche Lage, in der die Früchte am Baume hängen, und verfolgte die Bewegungen während des Falles in der Weise, daß er die Früchte aus verschiedenen Höhen bis zu 1 m in Intervallen von 2—5 cm auf eine Unterlage von feinem Sand fallen ließ. Hier blieben sie ruhig in der Stellung liegen, in der sie auffielen. Eine Reihe solcher Fallversuche gab schließlich die nötigen Anhaltspunkte für die sukzessiv zustande gekommene Lage. In Figur 83 sind einige der Stellungen während des Falles wiedergegeben.

Um die ersten Stellungsänderungen während des Falles zu erklären, hat man nur zu berücksichtigen, daß der relaliv schwere Same rascher zu fallen bestrebt ist als der leichte Flügel, und ebenso der starke Rücken des Flügels rascher als die dünnhäutige Bauchseite. Die fallende Frucht stellt sich infolgedessen bald schief in der Weise, daß der Same am tiefsten, der Flügelrücken etwas weniger tief und die Bauchseite am höchsten zu liegen kommt. Die Flügelfläche erhält also eine auch in der Querrichtung geneigte Lage zur Lotrechten, so daß der Luftwiderstand — wie oben gezeigt wurde — eine seitliche, in diesem Falle drehende Komponente liefert. Dadurch entsteht die bekannte rotierende Bewegung, ganz ähnlich wie bei der Windmühle; nur liegt die Drehungsachse bei der Flügelfrucht lotrecht, bei der Windmühle dagegen annähernd horizontal.

Die Zahl der Umdrehungen ist im Anfang des Falles geringer als nachher: für eine Fallhöhe von 40 cm ergibt sich eine Drehung von 360°, bei 55—57 cm dagegen schon 2mal, bei 66—67 cm 3mal so viel usw. Aus natürlicher Stellung, wie die Frucht am Baume hängt, ergaben sich folgende Versuchsresultate: Bei 6 m Fallhöhe betrug die Fallzeit 5,4 Sekunden, und zwar wurden durchfallen:

der 1. m in 0,8 Sek.
„ 2. „ „ 1,1 „
„ 3. „ „ 0,7 „
der 4.—6. m in 2,8 Sek.,

also im Mittel 1 m in 0,93 Sek. Für die letzten 3 m ergibt sich also eine Fallgeschwindigkeit von $\frac{1}{0{,}93} = 1{,}071$ m pro Sekunde.

Die nach oben erwähnter Formel berechnete theoretische Geschwindigkeit betrug $v = 2391$ mm, also besitzt dieser Flugapparat eine Leistungsgröße von $\frac{2391}{1071} = 2{,}232$.

Die Samen der Fichte haben membranartige Flügel ohne Nerven; die Nuß ist länglich eiförmig, das Größenverhältnis zwischen Flügel und Nuß ist ungefähr 7 : 1.

Die beobachtete Fallgeschwindigkeit betrug für 6 m Fallhöhe 10,4 Sek.; für 1 m also durchschnittlich 1,73 Sek.; das ergibt eine Geschwindigkeit von 0,57 m Fallraum pro Sekunde. Da sich als berechnete Geschwindigkeit 1,1 m ergab, besitzt dieser pflanzliche Flugapparat eine Leistungsgröße von $\frac{1{,}10}{0{,}57} = 1{,}93$.

Die Mechanik der Einstellung und der weiteren Fallbewegung ist bei den Fichtensamen, wie überhaupt bei allen zum gleichen Typus gehörigen Objekten dieselbe wie bei der Ahornfrucht.

Bei dieser Gelegenheit mögen noch die fallschirmartigen Haarkronen der Kompositenfrüchte kurz besprochen werden. Der Schwerpunkt liegt außerhalb der Schirmfläche; die Stabilität ist infolgedessen eine sehr große. Die Fallbewegung ist in ruhiger Luft eine geradlinig senkrechte. Welche wichtige Rolle bei der Verbreitung der Früchte dem Flugapparate dem Wind gegenüber zukommt, ist zu bekannt, als daß es eines näheren Eingehens bedürfte.

Nur in trockener Luft befindet sich der als Flugeinrichtung dienende Pappus in der geeigneten fallschirmartigen Lage. Bei feuchter Witterung legen sich die einzelnen Haare pinselartig zusammen, und der Pappus verliert nun in diesem Zustande seine Eigenschaft als wirksamer Flugapparat. In der Mehrzahl der Fälle erfolgt die Spreizbewegung durch Austrocknen polygonaler, ohne Intercellularen und zwar meistens in Kurvenform aneinandergereihter Zellen, die unter dem Begriff „Polstergewebe“ zusammengefaßt werden.

Wichtigere Literatur.

Dingler, H., Die Bewegung der pflanzlichen Flugorgane. München 1889.
Nägeli, Über die Bewegung kleinster Körperchen. Sitz.-Ber. der Münchener Akademie vom 7. Juli 1879.

Variations-Bewegungen.

Im folgenden sollen einige Bewegungserscheinungen der Blätter, welche durch Turgorschwankungen in den Gelenken bedingt sind, zur Sprache kommen. Es sind in erster Linie die bekannten nyktitropischen oder Schlafbewegungen, wie sie bei Leguminosen, Oxalideen etc. zu beobachten sind, dann aber auch die Reizbewegungen der Mimosen, die zwar gewisse Besonderheiten zeigen, aber doch ebenfalls durch Turgorschwankungen zustande kommen.

Daß die nyktitropischen Bewegungen durch Turgeszenzänderungen im Schwellparenchym der Polster hervorgerufen werden, steht schon längst fest; ein Sinken des Turgors bewirkt eine Verkürzung und eine Zunahme eine Verlängerung der Polsterhälften. Nur war es fraglich, unter welchen Bedingungen diese Turgoränderungen zustande kommen. Paul Bert und Millardet meinen, daß sowohl die Abnahme wie die Zunahme des Turgors ungefähr gleichzeitig in beiden Polsterhälften eintrete doch sollen diese nicht mit derselben Schnelligkeit reagieren. Pfeffer bestätigt, daß Helligkeitsänderungen auf die obere und untere Polsterhälfte gleichsinnig einwirken: Verdunkelung bedingt eine Zunahme, Beleuchtung eine Abnahme des Turgors, jedoch soll die bewirkte Veränderung in der einen Polsterhälfte schneller eintreten als in der anderen. Sachs gibt in der Hauptsache Pfeffers Darstellung wieder.

Wir müssen uns nun die Frage vorlegen: Welche Beobachtungstatsachen können über die Turgorschwankungen Auskunft geben? Und vor allem: Ist es sicher festgestellt, daß die beiden Polsterhälften auf Helligkeitsänderungen gleichsinnig wirken?

Bei der Lösung dieser Fragen stellt sich nun zunächst heraus, daß die meisten Autoren überhaupt nicht oder nur ganz gelegentlich an operierten Gelenken Beobachtungen angestellt haben, d. h. an solchen Polstern, deren obere oder untere Hälfte weggeschnitten war, obgleich allein nur ein solches Beobachtungsmaterial eine entscheidende Lösung bieten kann. Paul Berts Hauptversuch leidet darunter, daß die Beobachtungen erst vier Tage nach der Verstümmelung begannen, als die Versuchsobjekte wohl nicht mehr

als normal bezeichnet werden konnten. Millardet stellte zwar einige Beobachtungen an operierten Polstern an, die Resultate waren indes so ungleichartig, daß er ihnen selbst keinen Wert beilegte, und auch seine übrigen Versuche bringen nach keiner Richtung entscheidende Beweise bezüglich der Art der Turgorschwankungen in den beiden Gelenkhälften. Die paratonischen Wirkungen des Beleuchtungswechsels an operierten Polstern hat auch Pfeffer nur gelegentlich verfolgt.

Beachtenswert sind dagegen die Untersuchungen von Meyen, der schon im Jahre 1839 in seiner Pflanzenphysiologie hervorhebt, daß nach Entfernung der oberen oder unteren Gelenkhälfte die täglichen periodischen Bewegungen fortdauern, und zwar immer in demselben Sinn wie bei unversehrtem Gelenke. Brücke wiederholte einige Jahre später diese Versuche und kam zu demselben Resultat, daß nämlich „die Pflanzen nach wie vor Bewegungen des Wachens und des Schlafens, nur mit kleinerer Amplitude" ausführen.

Aus diesen letztgenannten Untersuchungen würde nun unzweifelhaft hervorgehen, daß beide Polsterhälften sich entgegengesetzt verhalten. Eine Senkung des Blattes kann z. B. nur dadurch zustande kommen, daß die obere Hälfte eine Zunahme, die untere dagegen eine Abnahme des Turgors erfährt.

Meine erste Aufgabe war nun, die Meyenschen Beobachtungen über die periodischen Bewegungen zu wiederholen, nachdem der obere oder untere Teil des Polsters entfernt war. Bevor wir zu diesen Untersuchungen übergehen, ist es jedoch notwendig, die Anatomie der Gelenkpolster von Mimosa in aller Kürze zu besprechen.

Diese Polster bestehen aus einem dicken Mantel von Parenchym; der peripherische Teil, der mit einer schwach ausgebildeten Epidermis bekleidet ist, zeigt nur kleine Interzellularräume; auf der Innenseite dieses Schwellparenchyms erscheinen sie dagegen bedeutend größer und immer, in allen Reizzuständen luftführend. Auf nicht zu dünnen Querschnitten hebt sich deshalb diese Zone als ein dunkler Ring ab. Die Mächtigkeit des Schwellparenchyms ist auf beiden Seiten dieselbe.

Es ist nun wiederholt behauptet worden, daß die Interzellularen des peripherischen Teils saftführend seien. Das ist indes nicht als erwiesen zu erachten. Jedenfalls sind die angeblichen Zwischenräume viel zu klein, als daß sie als saftführende Kanäle in Betracht kommen könnten. Der oft besprochene Wassertropfen, der augenblicklich hervorquillt, wenn das Schwellparenchym des

Gelenkpolsters durchschnitten wird, stammt nicht aus diesem, wie dies besonders von Sachs behauptet wurde, sondern aus den Haberlandtschen Schlauchzellen.

Auffallenderweise zeigt die untere — die auf Stoß oder Verletzungen allein reizbare — Polsterhälfte des Hauptgelenks ganz dünnwandige Zellen, während die der oberen von etwa doppelter

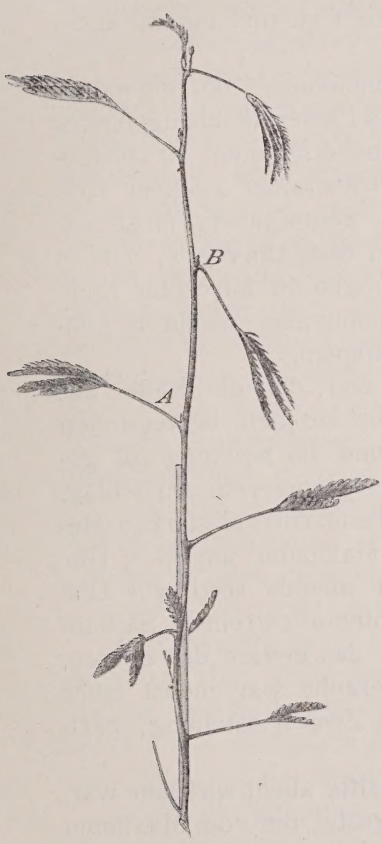


Fig. 84.

Fig. 85.

Fig. 86.

Stärke sind. Durch Belastungen stellte sich für die untere Polsterhälfte eine Tragfähigkeit von 92 g, für die obere von 198 g heraus.

In anatomischer Beziehung sind die Gelenke der primären und sekundären Blattstiele ungefähr gleichgestaltet. In den Polstern der Fiederblättchen fällt sofort die bandförmige Gestalt des Zentralstranges auf, der aus einer Kollenchymplatte mit etwa fünf

nebeneinanderliegenden Gefäßbündeln zusammengesetzt ist. Er ist ungefähr achtmal so breit als dick: diese Form schließt jede andere Krümmung als die senkrecht zur Breitendimension des Bandes aus. Dazu kommt, daß der Zentralstrang in der Längsrichtung eine schwache Torsion aufweist, die zwischen dem oberen und unteren Ende einen Betrag von ca. 30° zeigt. Weiter ist zu bemerken, daß die Querschnittsfläche des Zentralstranges an der Insertionsstelle schräg gegen die Blattspindel orientiert ist und mit ihr einen Winkel von etwa 55° bildet.

Die Frage, welche Zweckmäßigkeitsmomente die eigentümlichen Formen des Hauptgelenkes und des Fiederblättchengelenkes bedingen, scheint keine besonderen Schwierigkeiten zu bieten. Die bandförmige Verbreiterung des Zentralstrangs zeichnet jede Bewegung vor. Wenn diese Bauart im Hauptgelenk nicht zur Ausbildung gekommen ist, so liegt das an dem Umstande, daß es hier nicht nur auf Hebungen und Senkungen in lotrechter Linie ankommt, sondern auch auf Flankenkrümmungen, wodurch günstigere Lichtlagen herbeigeführt werden können.

Das Resultat meiner Beobachtungen war, daß die Blätter mit operiertem Polster ihre gewöhnlichen periodischen Bewegungen wirklich fortsetzten, so daß die Hebung und die Senkung zur gewohnten Zeit eintrat, allerdings mit etwas geringerem Ausschlag. Dies gilt auch für die von Paul Bert beobachteten starken Hebungen bei Nacht, die bekanntlich ihr Maximum um 3—5 Uhr erreichen. In Figur 84—85 (um 8 Uhr abends resp. 4½ Uhr morgens aufgenommen) sind die beobachteten extremen Stellungen zweier Blätter A und B, von denen das erstere der oberen, das letztere der unteren Gelenkhälfte beraubt war, nebst einer (Fig. 86) um 3 Uhr nachmittags notierten Zwischenstellung, nach photographischen Aufnahmen dargestellt.

Blatt A, bei dem die untere Gelenkhälfte allein wirksam war, zeigt in der Abendstellung eine Senkungsgröße, die vom Maximum der nächtlichen Hebung um 47° abweicht. Ebenso ergibt Blatt B, dessen obere Hälfte die allein wirksame war, eine Winkeldifferenz zwischen nächtlicher Hebung und abendlicher Senkung von etwa 56°.

Auch die paratonischen Wirkungen vorübergehender Verdunkelungen lassen sich an den operierten Gelenken von Mimosa pudica leicht, besonders in den Mittagsstunden, beobachten.

Das Resultat meiner Versuche kann ich demnach dahin zusammenfassen, daß die obere und die untere Polsterhälfte auf Helligkeitsschwankungen entgegengesetzt reagieren: die obere Hälfte

gewinnt beim Verdunkeln an Expansionskraft, die untere dagegen verliert — umgekehrt bei Zunahme der Helligkeit. Dieser Gegensatz zwischen Ober- und Unterseite tritt nicht allein, wie Pfeffer meint, bei den Nachwirkungen, sondern auch bei den paratonischen und periodischen Bewegungen hervor.

Die beiden Polster geben übrigens nicht gleich große Ausschläge: bei der unteren Hälfte erscheinen sie durchgehends größer als bei der oberen; die einzelnen Pflanzen zeigen jedoch einen sehr verschiedenen Grad von Empfindlichkeit.

Bekanntlich bewirkt eine vorübergehende Verdunkelung immer — auch am operierten Gelenk — eine Hebung des primären Blattstiels, während die herannahende Nacht die bekannte Senkung herbeiführt. Dies ist jedoch nur ein scheinbarer Widerspruch; in Wirklichkeit kann in bezug auf das Hauptgelenk eine Parallele zwischen den paratonischen Wirkungen und den periodischen Erscheinungen nicht gezogen werden. Vorübergehende Verdunkelung bewirkt immer, daß sich der primäre Blattstiel aufrichtet, bis die Gleichgewichtslage erreicht ist. Im Tageslicht tritt unter normalen Verhältnissen zwischen 5 und 7 eine Senkung ein, während in der Nacht eine starke, aber langsame Hebung stattfindet. Eine bestimmte Schlafstellung haben die Pflanzen im Grunde nicht, die Blattstiele sind in steter Bewegung.

Welche Aufgabe allen diesen Bewegungen zuzuschreiben sei, ist völlig unbekannt, obwohl verschiedene Vermutungen darüber aufgestellt sind. Doch dürfen wir annehmen, daß hierbei bestimmte Zwecke oder Ziele erreicht werden.

Bekanntlich ist die Biegungsfestigkeit pflanzlicher Organe in den meisten Fällen auch von der Turgeszenz der Parenchymzellen abhängig, und da diese letztere wieder von der Transpiration beeinflußt wird, so wird also die Ab- und Zunahme der Biegungsfestigkeit mit dem Wechsel der äußeren Faktoren in Zusammenhang stehen.

Die Gelenkpolster von Mimosa pudica bilden jedoch in gewisser Beziehung eine Ausnahme. Da die untere Polsterhälfte die stärkere ist und bei genügendem Wasserzufluß die größten Ausschläge gibt, so wird bei dem vorhandenen Gegensatz zwischen Ober- und Unterhälfte die Biegungsfestigkeit vorwiegend von den Turgorschwankungen der letzteren abhängig sein. Die Hebungen und Senkungen der Tagesperiode vollziehen sich jedoch mit unveränderter Regelmäßigkeit, auch wenn die Turgorhöhe des Polsters konstant bleibt, woraus wir ersehen können, daß das einseitige Überwiegen des Turgorzuwachses der unteren Hälfte nicht zu den Bedingungen der periodischen Bewegungen gehört.

Nach Brücke soll die Biegungsfestigkeit der Polster in den Abendstunden zunehmen. Bei diesen Untersuchungen muß man jedoch mit großer Vorsicht verfahren, da die unvermeidlichen Erschütterungen bei den Messungen sehr leicht unbeabsichtigte Reizerscheinungen hervorrufen können. Um diese zu vermeiden, stellte ich Messungen mit Pflanzen an, die vorübergehend durch Chloroform ihre Reizbarkeit eingebüßt hatten. Die Beobachtungen zeigten keinen Unterschied zwischen Mittag und Abend in bezug auf die Biegungsfestigkeit der Polster; nur konnte man aus den erhaltenen Ergebnissen schließen, daß die untere Polsterhälfte mehr zur Biegungsfestigkeit beiträgt als die obere.

In bezug auf die Turgorerscheinungen ist noch zu bemerken, daß die abendliche Senkung operierter Blätter uns zeigt, daß der Turgor in der oberen Hälfte, wenn diese die allein wirksame ist, größer wird, in der unteren dagegen kleiner, wenn jene beseitigt ist.

Die sekundären Blattstiele der Mimosen neigen sich bekanntlich bei dem Übergang zur Nachtstellung nach vorn und vergrößern hierdurch das statische Moment, mit dem das ganze Blatt die Biegungsfestigkeit des Hauptgelenkes in Anspruch nimmt. Auf diese Erscheinung, die unzweifelhaft wie eine Mehrbelastung wirkt, soll nun nach Pfeffer die abendliche Senkung zurückzuführen sein.

Die Pfeffersche Annahme hat unzweifelhaft etwas Bestechendes, sie stimmt jedoch nicht mit meinen Wahrnehmungen überein; denn die Senkung beginnt regelmäßig zu einer Zeit, in der die Blattstiele noch vollständig gespreizt sind und eine Vergrößerung ihres statischen Moments also noch nicht eingetreten ist. Die meisten Blätter haben sogar oft ihre Senkung beinahe vollständig beendet, bevor die sekundären Blattstiele ihre Bewegung nach vorn anfangen. Ebenso geht auch die starke nächtliche Hebung bei vollkommener Nachtstellung der sekundären Blattstiele vor sich, trotzdem hier das größte statische Moment, das überhaupt möglich ist, überwunden werden muß. Die von Pfeffer erwähnte Änderung der Gleichgewichtslage kann also jedenfalls die Neigungsänderungen des Hauptblattstieles nicht allein bewirken.

Pfeffer hat Beobachtungen an Blättern mit festgebundenen sekundären Stielen angestellt. Allerdings wurden unter diesen Umständen die Senkungen geringer, zugleich aber auch die Hebungen. Die ganze Bewegung scheint allmählich abgenommen zu haben; aber aus einem Stillstand wird man doch nicht schließen können, daß die Veränderungen in den Gelenken normaler Blätter einzig und allein durch die veränderlichen Kraftmomente der sekundären Blattstiele erzeugt worden seien.

Auch bei Phaseolus und verschiedenen Oxalisarten zeigte es sich, daß die obere und die untere Polsterhälfte sich verschieden verhalten und also nicht gleichsinnig wirken. Auch hier experimentierte ich mit Pflanzen, deren obere resp. untere Polsterhälfte entfernt war.

Während die Polster von Phaseolus die histologischen Charakterzüge zeigen, welche allen typischen Gelenken zukommen, verhält sich die untere Gelenkhälfte der Blättchen bei Oxalis abweichend. Hier bilden sich nämlich beim Übergang in die Schlafstellung einspringende Querfalten, welche einigermaßen an die Hautfalten menschlicher Fingergelenke erinnern; sie werden nur indirekt durch den Turgor hervorgerufen und beruhen auf einer passiven Verkürzung der konkav werdenden Seite. In beigefügter Figur 87 ist ein medianer Längsschnitt durch das Polster eines Blättchens von Oxalis Valonii hort. (?) in halber Schlafstellung mit drei einspringenden Querfalten abgebildet.

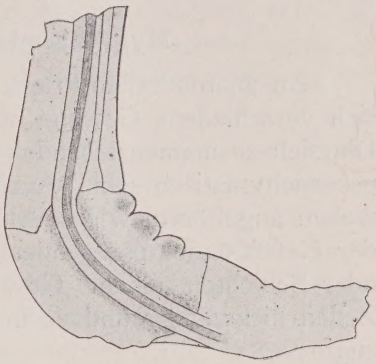


Fig. 87.

Wichtigere Literatur.

Bert, Paul, Recherches sur les mouvements de la sensitive. Mémoires de la Soc. des scienc. phys. et natur. de Bordeaux. 1867.

Haberlandt, Das reizleitende Gewebesystem der Sinnpflanze. Leipzig 1890.

— Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1896. 2. Aufl. 3. Aufl. 1904.

Pfeffer, W., Die periodischen Bewegungen der Blattorgane. Leipzig 1875.

— Pflanzenphysiologie, Bd. 1. Leipzig 1897.

Schwendener, S., Das Wassergewebe im Gelenkpolster der Marantaceen. Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1896 und Schwendeners Ges. Bot. Mitteilungen, Bd. II. Berlin 1898.

— Die Gelenkpolster von Mimosa pudica (1897). Ges. Bot. Mitteilgn. Bd. II. Berlin 1898 und Sitzungsber. der Berl. Akad. d. Wiss. 1897.

— Die Gelenkpolster von Phaseolus und Oxalis (1898). Ges. Bot. Mitteilgn. Bd. II. Berlin 1898 und Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1898.

Hygroskopische Krümmungen und Torsionen.

Hygroskopische Krümmungen.

An anatomischen Präparaten läßt sich leicht konstatieren, daß sich verschiedene Gewebe beim Austrocknen ungleich verkürzen. Die sich zusammenziehenden Zellen können parenchymatisch oder prosenchymatisch sein. Auch können sie sehr verschiedenen Geweben angehören, wie z. B. der Epidermis, dem Bast- oder Holzteil der Gefäßbündel usw., oder sie können auch besondere Gruppen oder Schichten bilden. Gewöhnlich sind die hierher gehörenden Zellen dickwandig und verholzt, und die Faserform ist die bevorzugteste.

Viele von den hygroskopischen Krümmungen sind auf eine Kontraktion dynamischer Zellen zurückzuführen, wie ich mit Steinbrinck und Eichholz jene bastartigen Stereiden mit ovalen quergestellten Poren bezeichne, welche durch ihre starke Kontraktion beim Austrocknen das Aufspringen der Früchte, die Krümmung von Infloreszenzachsen usw. verursachen. Diese Zellen haben die charakteristische Eigenschaft, bei Wasserverlust eine sehr starke Verkürzung in der Längsrichtung zu erleiden. Es ist anzunehmen, daß hier die Moleküle in Quer-Ringen angeordnet sind, die entweder genau horizontal stehen oder jedenfalls nur schwach zur Richtung des Längsdurchmessers geneigt sind. Die Kontraktionsgröße der dynamischen Zellen in der Längsrichtung ist oft recht bedeutend: bis 20% und selten weniger als 6%.

Es findet sich aber auch eine andere Gruppe, die aus statisch-mechanischen Zellen besteht, deren Poren entsprechend der Richtung der Micellarreihen linksschief orientiert sind. Diese ziehen sich beim Austrocknen stärker in der Querrichtung als in der Längsrichtung zusammen. Die Kontraktion in der Längsrichtung geht wohl selten über 2% hinaus; dagegen ist sie in der Querrichtung oft sehr bedeutend. G. Eichholz gibt in seiner Arbeit Beispiele von 18% an; ich selber fand sogar Kontraktionen bis zu 30%. Überhaupt stimmen diese Zellen sowohl in ihren Formen als auch in ihren sonstigen Eigenschaften vollständig mit den Libriform- und

Bastzellen überein; nur besteht ihre Aufgabe in erster Linie gewöhnlich darin, ein Widerstandsgewebe zu bilden. Als Kontraktionsgewebe können sie allerdings auch dienen; ihr Querdurchmesser muß dann aber in der Richtung der zu leistenden Kontraktion liegen. Mit Rücksicht auf diese doppelte Eigenschaft nennt Eichholz diese Zellen dynamostatische Elemente.

Die Kontraktions- wie die Widerstandselemente können in den krümmungsfähigen Organen ganz verschieden orientiert sein. In den meisten Fällen verlaufen die Fasern untereinander parallel; bald liegt die Kontraktionsschicht an der Innenseite, bald an der Außenseite der Organe usw.

Ich werde mich hier darauf beschränken, einige recht prägnante Fälle zu erwähnen, und beginne mit den Infloreszenzachsen von Daucus Carota, deren Doldenstrahlen sehr hygroskopisch sind, indem sie sich im feuchten Zustande bogenförmig nach innen krümmen, während sie sich bei Wasserabgabe nach außen biegen. In einer Arbeit, die von Klein in meinem Institut ausgeführt wurde, ist diese Erscheinung ausführlich besprochen. Die krümmungsfähigen Achsen zeigen einen ovalen Querschnitt, dessen größter Durchmesser radial gestellt ist.

Nach dem Kambium folgt ein Ring von Libriformzellen. Die Zellen der inneren Ringhälfte sind prosenchymatisch zugespitzt und zeigen eine linksschiefe Anordnung der Poren, während die äußeren Hälften deutlich horizontal liegende Poren erkennen lassen. Experimentell läßt sich nun leicht feststellen, daß diese beiden Zellformen sich beim Austrocknen ganz verschieden verhalten. Während die innere Schicht kaum eine Verkürzung zeigt, ziehen sich die Zellen, die der äußeren Ringhälfte angehören, oft bis zu 10% (Tordylium maximum), bei Daucus Carota bis zu 5% zusammen.

Ein anderes Beispiel bildet die sogenannte Jerichorose (Anastatica hierochontica), bei der in trockenem Zustande die Äste krallenartig nach einwärts gebogen sind, während bei Durchtränkung mit Wasser eine auffallende Auswärtsbewegung eintritt. Bei dieser Pflanze liegt eine Schicht von dynamischen Zellen an der morphologischen Oberseite der Zweige, während an der Unterseite nur gewöhnliche Libriformfasern liegen. Die querporigen Fasern ziehen sich beim Austrocknen recht beträchtlich zusammen.

Ein drittes Beispiel bilden die Zapfenschuppen von Pinus, die sich bekanntlich beim Austrocknen zurückschlagen, damit die Samen frei gemacht und vom Wind fortgeführt werden können. Die Kontraktionsschicht bildet hier die an der konkaven Seite

liegende dickwandige dynamische Faserschicht, während hingegen das Widerstandsgewebe aus den gewöhnlichen Tracheiden des Koniferenholzes mit linksschiefen Poren besteht. Die dynamischen Zellen haben spindelförmige Gestalt und genau horizontale Poren; sie ziehen sich um 8—10% in der Längsrichtung zusammen.

Hier mögen ferner die Fruchtschnäbel verschiedener Geranien Erwähnung finden, deren Bau von Steinbrinck und Zimmermann untersucht wurde. Bei Geranium sanguineum besteht der Schnabel zum größten Teil aus mechanischen Zellen, welche beim Austrocknen die Krümmung bewirken, weil die äußeren Schichten sich in der Längsrichtung stärker kontrahieren als die inneren. In jenen sind die Poren der Zellen quergestellt, in diesen longitudinal oder rechtsschief.

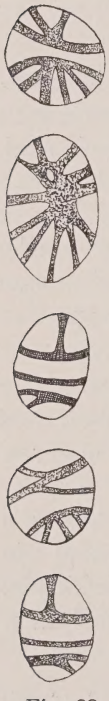


Fig. 88.

Bei den Pappushaaren von Inuleen, Cynareen u. a. hat A. Hirsch gefunden, daß die Bewegungen auf dynamische Zellen zurückzuführen sind, die in dem basalen Teile der Haare liegen und sich beim Austrocknen zusammenziehen.

Die Auswärtsbewegungen der meisten Pappushaare sind jedoch auf die Membranschrumpfung eines Polstergewebes zurückzuführen, das mit dem unteren Teil des Haares in Verbindung steht, während dieses selbst sich nur passiv verhält.

Auf einer Membranschrumpfung beruht meistens auch die Bewegung der Antherenklappen; auf der Innenseite der Klappen befindet sich nämlich die bekannte Faserschicht, die als Krümmungsgewebe fungiert. Sie besteht in dem speziellen Falle, den wir betrachten wollen, aus besonders gebauten Zellen, die mit Verdickungsleisten versehen sind. Auf der Innenseite laufen diese Leisten sternförmig zusammen, wie dies aus der Figur 88 hervorgeht, während sie an der Außenseite, welche an die Epidermis grenzt, frei enden; an den Seitenwänden verlaufen sie dagegen ziemlich parallel. Nur die Membran ist mechanisch wirksam, während die Leisten bei der Kontraktion unbeteiligt sind. Die Kontraktion kann oft recht erheblich sein; ich habe Verkürzungen bis zu 70% gemessen.

Zum Schluß ist von hygroskopischen Krümmungen noch das Zusammenrollen vieler Hülsenfrüchte beim Austrocknen zu erwähnen. Es beruht dies darauf, daß die mechanischen Zellen schief zur Längs-

achse der Hülse verlaufen; da solche Zellen sich in der Querrichtung, wie schon oben erwähnt, sehr stark zusammenziehen können, so krümmen sich die beiden Hülsenhälften beim Austrocknen um eine Achse, die parallel zur Faserrichtung verläuft.

Torsionen.

Ein Organ wird als tordiert oder gedreht bezeichnet, wenn ursprünglich longitudinale Seitenlinien zu Schraubenlinien verschoben werden. Solche Drehungen gelangen besonders an ausgewachsenen Pflanzenteilen, wie Gramineengrannen, Erodiumschnäbeln und einer Reihe anderer Objekte zur Beobachtung. Der Sitz der

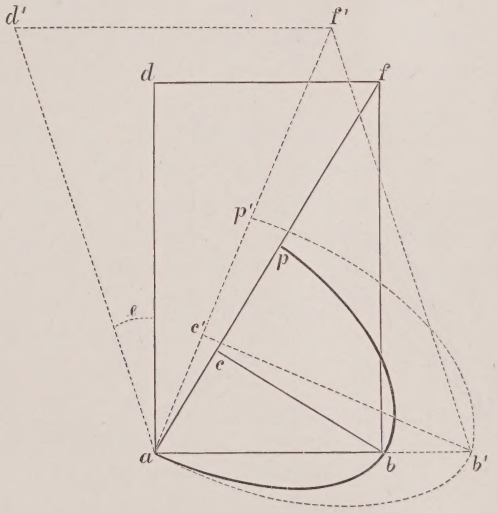


Fig. 89.

Drehkräfte ist in den mechanischen Zellen zu suchen, deren Moleküle, wie sich aus der Streifung und Porenstellung entnehmen läßt, schraubenlinig geordnet sind, und deren Quellung in der Richtung der Streifung eine andere ist als senkrecht zu dieser.

Im allgemeinen muß eine wahre Torsion einmal dadurch zustande kommen, daß äußere Gewebeschichten gegenüber den mittleren sich verlängern oder letztere gegenüber den äußeren sich verkürzen, 2. dadurch, daß eine Verlängerung in einer schiefen Richtung zur Längsachse des ganzen Organs erfolgt, und 3. dadurch, daß die einzelnen Zellen des ganzen Organs das Bestreben haben, sich zu drehen.

Um eine klare Einsicht in die Veränderungen zu erlangen, welche die mechanischen Zellen infolge der Quellung erfahren, und um zu zeigen, daß die Torsion in den hier in Betracht kommenden Fällen eine geometrische Notwendigkeit ist, wollen wir Fig. 89 betrachten. Es sei a b d f die abgerollte Zylinderfläche einer solchen Zelle mit dünner Wand und a f die Richtung der spiraligen Streifen oder spaltenförmigen Poren. Die Länge des Zylinders ist so gewählt, daß sie genau einem Umlauf der Spirale a f entspricht. Sei ferner c der Mittelpunkt einer Ellipse, deren Halbachsen c a und c b mit der Horizontalen a b ein rechtwinkeliges Dreieck bilden.

Nehmen wir nun an, die durch Quellung bewirkte Längenzunahme in der Richtung der Halbachse a c betrage 6 Prozent, in der

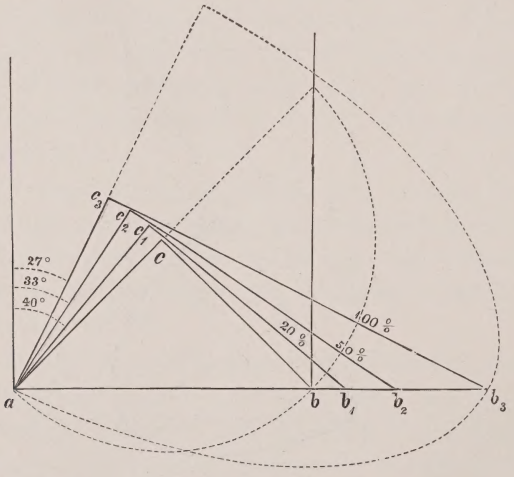


Fig. 90.

darauf rechtwinkeligen c b dagegen 50 Prozent, so erhalten diese Halbachsen die Längen a' c' und c' b', und da der Punkt b' in die Verlängerung von a b fallen muß, weil er auf dem Hohlzylinder mit a zusammenfällt, so ist damit die Lage des Dreiecks a c' b' und also auch die Orientierung der Ellipse im Quellungszustande bestimmt. Die abgerollte Zylinderfläche a b d f erhält demgemäß die rhomboidale Form a b' d' f' und die Vertikalen a d und b f verwandeln sich in die Schraubenlinien a d' und b' f', welche um den Winkel e von jenen abweichen.

In Wirklichkeit sind allerdings die Dimensionsänderungen der Bastfasern bei der Quellung sehr viel geringer. In der Längs-

richtung beobachtet man oft nur eine Zunahme von 0,1—0,2 Prozent, für die Querrichtung dagegen ein Vielfaches, nämlich 3—5 Prozent und bei manchen Bastfasern noch beträchtlich mehr. Eine Torsion dieser mechanischen Zellen tritt aber immer ein, sobald die Quellungsverhältnisse in der Richtung der Streifen andere sind als in der Richtung senkrecht darauf.

Mit der Kenntnis dieser Beziehungen zwischen tangentialer Quellung und Torsion ist jedoch das Maß dieser letzteren nur für dünnwandige Zellen gegeben. Aus der graphischen Konstruktion auf der abgerollten Zylinderfläche kann mit Sicherheit gefolgert werden, daß bei dicken Zellwänden die radiale Quellung eine viel stärkere Torsion der äußeren Schichten herbeiführt, als sie bei verschwindend geringer Wanddicke überhaupt möglich ist. Nehmen wir z. B. an, die Streifen eines unendlich dünnen Hohlzylinders seien 45° gegen die Längsachse geneigt und ihre Verlängerung bei der Quellung betrage 1 %, während in der Richtung senkrecht zur Streifung eine Zunahme von 10, 20, 50, 100 % stattfinde, so wird dadurch die Neigung der Streifen zur Achse, wie die Konstruktion Fig. 90 zeigt, beziehlich auf 42°, 40°, 33½°, 26½° verkleinert. Die resultierende Drehung beträgt also selbst im extremsten Falle noch nicht ganz 20°. Dagegen beobachtet man an dickwandigen Zellen, die ihren Umfang um 20—30 % vergrößern, häufig eine Neigungsänderung von 40° und darüber, wobei die Spiralstreifen sich nahezu longitudinal stellen.

Es kann also keinem Zweifel unterliegen, daß die radiale Quellung das Maß der Torsion sehr beträchtlich zu steigern vermag; weiter ist klar, daß der Dehnungswiderstand der quellenden Membran in der zur Streifung oder Porenstellung rechtwinkeligen Richtung kleiner ist als in der Längsrichtung der Streifen. Darum drehen sich die Zellen mit linksläufigen Spiralen infolge der Quellung nach rechts, solche mit rechtsläufigen nach links.

Aus diesen Betrachtungen heraus ist nun zu erklären, warum z. B. die Bastzellen nach Einwirkung von starken Quellungsmitteln sich in so hohem Grade nach rechts drehen, wenn die Poren und die besonders ausgeprägten Streifen einer linksläufigen Spirale entsprechen.

Die hygroskopische Torsion der Gramineengrannen ist mehrfach untersucht worden; Zimmermann hat die Sachlage bei verschiedenen Avenaarten und bei Stipa pennata klargelegt. Die drehende Kraft liegt hier in den Zellschichten des Säulchens der Granne, die unter der Epidermis liegen und deren Molekularreihen

spiralig verlaufen, während die weiter nach innen liegenden mechanischen Zellen kein aktives Torsionsbestreben besitzen; sie wirken nur durch ihre starke Kontraktion und vergrößern dadurch allerdings die Wirkung der Torsion.

Nach Zimmermann stimmt der Torsionsmechanismus von Stipa pennata in allen wesentlichen Punkten mit dem von Avena sterilis überein.

Wichtigere Literatur.

Eichholz, Untersuchungen über den Mechanismus einiger zur Verbreitung von Samen und Früchten dienenden Bewegungserscheinungen. Pringsheims Jahrb. 1886. Bd. XVII.

Steinbrinck, C., Zur Theorie der hygroskopischen Flächenquellung und -Schrumpfung vegetabilischer Membranen. Aus d. Verhandlg. d. naturhist. Vereins d. preuß. Rheinl. etc. Jahrg. 47. 1891.

Schwendener, S., Über Quellung und Doppelbrechung vegetabilischer Membranen. Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1887.

Zimmermann, A., Über mechanische Einrichtungen zur Verbreitung der Samen und Früchte. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. 1881.

UNIVERSITY OF TORONTO
LIBRARY

Do not
remove
the card
from this
Pocket.

Acme Library Card Pocket
Under Pat. "Ref. Index File."
Made by LIBRARY BUREAU, Boston